ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 73
2
ФЕВРАЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ · ТОМ 73 (1988) № 2

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Капралова (*отв секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орел, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич.

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretery*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrischvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass.

ТОМ 73 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1988, № 2

УДК 582.267.273 : 575.321

Л. П. Перестенко

ЯВЛЕНИЯ ПАРАЛЛЕЛИЗМА И ДИВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ У *RHODOPHYTA* И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ [1]

L. P. PERESTENKO.

PARALLEL AND DIVERGENT EVOLUTION PHENOMENA IN *RHODOPHYTA* AND THEIR SIGNIFICANCE FOR PHYLOGENETIC CONSTRUCTIONS

Rhodophyta — группа родственных организмов. Формообразование в группе находит отражение в легко фиксируемых дивергенциях и трудно выявляемых, но широко распространенных, являющихся эволюционной нормой параллелизмах. В эволюции формы параллелизмы сочетаются с дивергенциями: от различия (или сходства) в прорастании эмбриоспоры развитие идет к сходству (или различию) в строении проталлия и от него к различию (или сходству) в строении кладоталлия. Явления параллелизма находят отражение в распределении видов по родам: виды, отнесенные по морфологическим признакам к одному и тому же роду, необязательно являются близкородственными, а близкородственные виды могут быть отнесены к разным родам. То же наблюдается и при выявлении взаимосвязей родов из разных семейств. Вследствие этого филогения группы как исторический процесс не может быть представлена ни как древо, ни как «веер» или «гребенка», поскольку она имеет ретикулярно-дивергентный характер.

Основы современной системы *Rhodophyta* были заложены во второй половине прошлого века. Работы F. Schmitz (1883, 1889) о половом размножении и принципе строения слоевища определили начало нового периода в изучении этой группы. Schmitz выявил все элементы женской репродуктивной системы и показал их функциональную роль. Как систематический признак он выделил особенности развития гонимобласта и положение ауксиллярной клетки. Существенный вклад в изучение группы внесли и другие исследователи (Oltmanns, 1922; Kylin, 1956, и др.).

Современная система *Rhodophyta* разрабатывалась эмпирически независимо от общей теории систематики, но она принадлежит к числу естественных систем, поскольку в ее основе лежат существенные признаки, между которыми имеются корреляционные связи.

До сих пор характер филогенетических связей у красных водорослей не изучался. Однако филогенетические исследования в группе несомненно важны, так как она является одной из самых древних групп среди многоклеточных водорослей и несет специфические черты в своей эволюции.

Исследование филогении красных водорослей представляет определенные трудности. Красные водоросли, за исключением обызвествленных форм, в ископаемом состоянии не сохраняются, и воссоздание филогении группы возможно лишь по косвенным данным. При установлении филогенетических связей мы учитывали принцип строения слоевища, особенности индивидуального разви-

---

[1] Доклад на научном семинаре отдела низших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР 6 I 1984.

© Издательство «Наука», Ботанический журнал, № 2, 1988 г.

тия, жизненных циклов и репродуктивной системы, тип прорастания спор. Родственные связи анализировали на уровне видов, родов, семейств и порядков. К анализу привлекали оригинальные данные, полученные при изучении дальневосточных водорослей. В своих выводах мы руководствовались тем, что морфогенез у многоклеточных водорослей происходит преимущественно путем надставок, при которых в наименее измененном виде сохраняется строение предковых форм.

Выявление родственных связей между видами в пределах одного рода показывает их полифилетическую природу. Таковы роды из семейств *Ceramiaceae* и *Rhodomelaceae*: *Antithamnionella*, *Haplocladium*, *Rhodomela*, *Neorhodomela* и др. По всем основным признакам, а также по форме, пропорциям клеток, обилию железистых клеток *Antithamnionella miharae* и *Scagelia subnuda* родственно близки и обособлены друг от друга как географические расы. И тем не менее оба вида отнесены к разным родам, так как у *A. miharae* с развитием гонимобласта ветвь прекращает рост и гонимобласт занимает в ней терминальное положение, а у *S. subnuda* развитие гонимобласта не сказывается на росте ветви — гонимобласт остается сбоку от нее. Сомнения в правомочности выделения рода *Scagelia* подтверждаются тем фактом, что у *S. subnuda* с о. Шикотан (Курильские острова) с развитием гонимобласта ветвь не перестает расти, а на близлежащем о. Юрий ее рост прекращается. Изменчивость этого признака в родах *Scagelia*, *Glandothamnus* и *Pterothamnion* отмечают также и другие авторы (Wollaston, 1980; Moe, Silva, 1980; Yoshida, 1981).

Важную роль в систематике антитамниевых водорослей играет строение верхушки, поскольку характер закладки ветвей на субапикальных сегментах определяет строение слоевища в целом. Так, например, в новом роде *Haplocladium* (название условное, поскольку его приоритет сомнителен — Moe, Silva, 1980) веточки закладываются двусторонне поочередными группами. В родах *Antithamnionella* (sensu Moe et Silva) и *Scagelia* ветви закладываются радиально без особого порядка. В культуре у типового вида рода — *Antithamnionella sarniensis* — ветви развивались более или менее в одной плоскости, как у *Antithamnionella* (*Haplocladium*) *spirographidis*. Это дало основание O. Sundene (1964) считать оба вида конспецифичными. M.-Th. L'Hardy-Halos (1968) также пришла к заключению, что *A. spirographidis* и *A. sarniensis* — экологические формы одного и того же вида.

Каков бы ни был таксономический статус обоих видов, совершенно очевидно, что они близкородственны и их признаки, видовые или внутривидовые, разделяют 2 группы видов, которые имеют статус рода. Один из них — *Antothamnionella* — включает *A. sarniensis*, *A. seriata*, *A. breviramosa*, *A. tasmanica*, *A. nagaii* и *A. miharae*. К другому — *Haplocladium* — следует отнести *A. spirographidis*, *A. glandulifera*, *A. pacifica*, *A. floccosa*, *Antithamnion schimamuranum*. Среди последних *A. floccosa*, *A. pacifica*, *A. glandulifera* близкородственны.

Приведем еще примеры внутривидовой изменчивости родовых признаков. Один из признаков, по которому различаются роды *Iridaea* и *Chondrus* (пор. *Gigartinales*), — это наличие у *Iridaea* и отсутствие у *Chondrus* специальной более или менее развитой обертки вокруг гонимобласта, состоящей из концентрических нитей. У распространенной у берегов Азии *Iridaea cornucopiae* в северной части ареала — на Командорских, Курильских островах — обертка вокруг гонимобласта развивается. В Японском море у этого вида она отсутствует. На этом основании япономорские популяции в свое время были описаны как *Chondrus yendoi*.

Виды *Neorhodomela* отличаются от видов *Rhodomela* тем, что трихобласты развиваются преимущественно двумя рядами на абаксиальной стороне веточек, реже — спирально (у *Rhodomela* только спирально) и что сперматангии развиваются на трихобластах (у *Rhodomela* — на концах веточек, реже — на трихобластах). Однако, описывая род *Neorhodomela*, M. Masuda не учел еще один признак, хорошо индивидуализирующий оба рода, — характер адвентивного роста. У видов *Rhodomela* адвентивные ветви развиваются по всему слоевищу и нарушают правильность спирального ветвления. В роде *Neorhodomela* адвентивный рост упорядочен и спирального ветвления не нарушает. Анализ комплекса перечисленных признаков позволяет заключить, что *Rhodomela sachalinensis* и *Neorhodomela munita* сформировались как экологические формы *N. larix*. По ветвлению, анатомии, характеру адвентивного роста, расположению органов размножения, габитусу *R. sachalinensis* настолько близка *N. larix* subsp. *aculeata*, что совершенно уверенно можно говорить о ее происхождении от этого вида.

Весьма сходны между собой роды *Palmaria* и *Halosaccion* (пор. *Palmariales*). Род *Halosaccion* отличается от рода *Palmaria* образованием в слоевище полости. Но четкого разделения родов по этому признаку провести нельзя. В Тихом океане у берегов Азии обитает 3 вида *Palmaria* и 3 вида *Halosaccion*. Виды *Palmaria* близки между собой. *P. marginicrassa* отличается от *P. stenogona* утолщенным краем, кожистой консистенцией, формой пластины. Оба вида различаются также экологически: на Курильских и Командорских островах они растут в литоральной зоне на разной высоте. По ареалу степень сходства между ними меняется. На Курилах они различаются довольно плохо, особенно формой пластины; на Командорах различия становятся более очевидными — оба вида можно легко различить не только по анатомии и консистенции, но и по форме пластины. *P. marginicrassa* близок также к *Halosaccion firmum*. Их сходство устанавливается не только по форме и консистенции, но и анатомии слоевища — у обоих видов по его краю наблюдается характерное утолщение коры, а в пластине — развитая наружная сердцевина, у *Halosaccion* — окружающая полость, у *Palmaria* — центральный слой из крупных клеток. Сходство *Halosaccion firmum* с *Palmaria marginicrassa* уменьшается с юга на север: у берегов Камчатки он представлен характерной узкой пролиферирующей формой, которой у *Palmaria* нет, а на Курилах его широкое, часто непролиферирующее слоевище при слабовыраженной полости имеет удивительное сходство с *P. marginicrassa*. В свою очередь *P. stenogona* при образовании полости в слоевище может быть принята за *Halosaccion*: так был описан на Командорских островах *H. tilesii*.

Итак, виды *Palmaria* при образовании полости в слоевище могут быть приняты за виды *Halosaccion*, а виды *Halosaccion*, если полость у них невелика, почти неотличимы от видов *Palmaria*. Однако роды эти существуют: наиболее отчетливо различия между ними выражены у *H. ramentaceum* и *P. palmata* из Атлантики.

Таким образом, анализ родственных связей у красных водорослей дает нам убедительные свидетельства параллелизма в развитии формы и рисует определенную схему расхождения видов по родам (рис. 1), которая наглядно показывает, что родовая дифференциация — явление сложное, неадекватное явлению дивергенции. Виды, отнесенные по морфологическим признакам к одному и тому же роду, не являются обязательно близкородственными, а близкородственные виды могут быть отнесены к разным родам. Рассмотренные примеры также показывают, что родовые признаки могут быть и внутривидовыми. Из сказанного следует и другой важный вывод, а именно: система *Rhodophyta*, фиксируя видовую и родовую дифференциацию, не является полным отражением филогенетических связей. Те же закономерности характерны и для более крупных систематических единиц.

Анализ состава порядков и семейств *Rhodophyta* не только по особенностям строения репродуктивной системы и морфологическому типу гаметофита, но и по эмбриональному развитию и морфологии циклов показывает, что те признаки, которые лежат в основе системы красных водорослей, носят черты параллельного развития и сходства, и поэтому многие семейства и часть порядков по своему составу гетерогенны и не имеют четких границ. Кроме того, деталь-

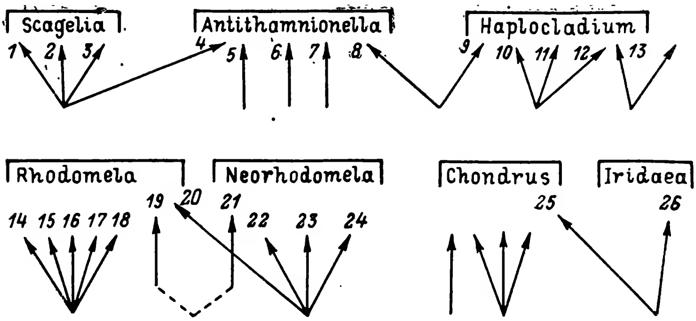


Рис. 1. Родственные связи между видами из разных родов *Rhodophyta*.

1 — *Scagelia pylaisaei*; *2* — *S. breviarticulata*; *3* — *S. subnuda*; *4* — *Antithamnionella miharae*; *5*, *6* — южноавстралийские виды; *7* — *A. nagaii*; *8* — *A. sarniensis*; *9* — *A. spirographidis*; *10* — *A. pacifica*; *11* — *A. floccosa*; *12* — *A. glandulifera*; *13* — *Antithamnion schimamuranum*; *14* — *Rhodomela lycopodioides*; *15* — *R. confervoides*; *16* — *R. virgata*; *17* — *R. sibirica*; *18* — *R. tenuissima*; *19* — *R. teres*; *20* — *R. sachalinensis*; *21* — *Neorhodomela oregona*; *22* — *N. larix*, *23* — *N. aculeata*; *24* — *N. munita*; *25* — «Chondrus yendoi»; *26* — *Iridaea cornucopiae*.

ное рассмотрение ведущих систематических признаков выявляет их изменчивость, что также может иметь следствием расплывчатость границ крупных таксонов.

В одном из примитивных порядков флоридеевых — пор. *Nemaliales* (исключая акрохетиевые как порядок) — систематически значимые признаки репродуктивной системы, стабильные в одних порядках и даже семействах, могут меняться не только от рода к роду, но и от вида к виду и даже внутри вида. Карпогонная ветвь — образование аксессорное у одних семейств и неаксессорное у других или то и другое в одном семействе. Гонимобласт развивается от карпогона или от гипогинной клетки. Оплодотворенный карпогон делится поперечной, реже косой или продольной перегородкой или не делится. В роде *Helminthocladia* в карпогонной ветви гипогинная клетка делится или не делится. У ряда представителей порядка клетка слияния образуется или не образуется (Searles, Lewis, 1983) и признак этот не имеет даже родового статуса. В роде *Helminthocladia* есть виды с клеткой слияния и без нее, с инволюкром или без него (Bodard, 1971). Происхождение инволюкра у разных видов различное.

Сем. *Dumontiaceae* (пор. *Cryptonemiales*) объединяет роды, имеющие сходное строение женской репродуктивной системы, в которой ауксиллярная и карпогонная ветви разделены (прокарп отсутствует), но которые существенно различаются анатомическим строением, ранними этапами индивидуального развития и жизненными циклами. Роды эти разбиваются на 3 естественные группы: Dumontia, Dilsea и Acrosymphyton.

В группе Acrosymphyton эмбриоспора прорастает короткой нитью, на конце которой образуется псевдопаренхимный диск. Окончательно развитая разнонитчатая протонема и сходного строения спорофит известны под родовыми названиями Hymenoclonium, Erythrodermis и Haematocelis. Кладоталлий (вертикально растущая часть слоевища с более сложной морфологией) одноосевой, с одной апикальной клеткой. Цикл развития гетероморфный и изоморфный. В группе Dumontia эмбриоспора дробится и прорастает в корковую протонему. Кладоталлий одноосевой (*Dumontia simplex*) и многоосевой (*D. contorta*). В группе Dilsea кладоталлий многоосевой, растет меристемой. Остальные признаки общие с группой Dumontia. Род *Dudresnaya* из этого же семейства имеет признаки и Dumontia, и Acrosymphyton — эмбриоспора прорастает по типу Acrosymphyton, но цикл изоморфный.

Небольшое сем. *Gloiosiphoniaceae* отличается от сем. *Dumontiaceae* тем, что ауксиллярная и карпогонная ветви развиваются на одной и той же несущей клетке (образуют прокарп). В остальном их различить нельзя. По строению кладоталлия, прорастанию споры короткой нитью с образованием на ее конце псевдопаренхимного диска протонемы и циклу развития сем. *Gloiosiphoniaceae* близко к группе Acrosymphyton. Монотипный род *Thuretellopsis* (сем. *Dumontiaceae*) был выделен из рода *Thuretella* (сем. *Gloiosiphoniaceae*) только на основании характерных для обоих семейств различий: у *Thuretellopsis* ауксиллярная и карпогонная ветви разделены, а у *Thuretella* они развиваются на одной и той же несущей клетке; у первого карпогон перед соединением с ауксиллярной клеткой сливается с одной из клеток карпогонной ветви, а у второго такого слияния не происходит (Kylin, 1925). В культуре, однако, у *Thuretellopsis peggiana* карпогонная и ауксиллярная ветви могут образовывать прокарп (Rhichardson, Dixon, 1970). То же самое наблюдается у других представителей сем. *Dumontiaceae*. В свою очередь у *Gloiosiphonia capillaris* из сем. *Gloiosiphoniaceae* соединительные нити иногда сливаются не с ауксиллярной клеткой в той же системе, а с ауксиллярной клеткой в другой системе. Иногда в репродуктивной системе развивается только ауксиллярная ветвь (Morohosi, Masuda, 1980, и др.). Эти примеры свидетельствуют о том, что в обоих семействах прокарп еще окончательно не установился. Такая изменчивость характерного признака еще более сближает их и при всех прочих одинаковых признаках указывает на бóльшую близость сем. *Gloiosiphoniaceae* к группе Acrosymphyton, чем к группам Dumontia и Dilsea. Из вышесказанного следует, что видовая изменчивость признака семейства может вести к помещению близких видов не только в разные роды, но и в разные семейства.

По эмбриональному развитию генетическая связь устанавливается между группой Acrosymphyton и пор. *Bonnemaisoniales*. Последний объединяет 2 семейства: *Naccariaceae* и *Bonnemaisoniaceae*. Для них характерна 3-клеточная карпогонная ветвь. В сем. *Bonnemaisoniaceae* ауксиллярная клетка есть или ее нет (*Asparagopsis armata* и *A. taxiformis*). Гонимобласт образуется от гипогинной (ауксиллярной) клетки или от карпогона (остальные виды). Эмбриоспоры прорастают по-разному. Спорофит в гетероморфном цикле *A. armata* и *A. taxiformis* известен в литературе как *Falkenbergia*. Эмбриоспора прорастает по биполярному типу, как и у представителей пор. *Ceramiales*. Протонема *Bonnemaisonia asparagoides*, *B. clavata*, *Delisea fimbriata* и *Ptilonia okadai* типа Hymenoclonium, т. е. эмбриоспора прорастает стелющейся нитью. Однако эмбриоспоры *Bonnemaisonia hamifera* и *B. nootkana* прорастают по биполярному типу церамиевых: карпоспоры развиваются вертикальной нитью в спорофит *Trailliella intricata* (Chihara, 1965, и др.). Таким образом, все семейство, а в нем род *Bonnemaisonia* по составу гетерогенны. По морфологии и положению репродуктивной системы семейство делится на 2 группы: в первую входят роды *Ptilonia* и *Delisea*, во вторую — все остальные роды (Chihara, Yoshizaki, 1972). Однако по наличию или отсутствию ауксиллярной клетки их можно разделить иначе: на группу Asparagopsis и группу Bonnemaisonia—Ptilonia—Delisea, а по эмбриональному развитию — на 3 группы: Asparagopsis, Bonnemaisonia, Bonnemaisonia—Ptilonia—Delisea. Такое разделение в семействе по разным признакам на разные группы объяснимо лишь теми закономерностями, по которым идет разделение видов по родам.

У *Naccaria wiggii* (сем. *Naccariaceae*) протонема гаметофита Acrochaetium-образная. Спорофит стелющийся, нитчатый, Acrochaetium-образный (Boillot, L'Hardy-Halos, 1975).

Таким образом, по эмбриональному развитию часть боннемезониевых близка к криптонемиевым, а именно к группе Acrosymphyton, часть — к церамиевым. По развитию репродуктивной системы все боннемезониевые сближаются с церамиевыми. В обеих группах независимо друг от друга эволюция репродуктивной системы шла путем олигомеризации и привела (как следствие параллелизма) к общему сходству.

Гетерогенно по составу и сем. *Halymeniaceae* (пор. *Cryptonemiales*). Оно объединяет представителей с характерной репродуктивной системой. Двухклеточная карпогонная ветвь развивается в так называемой ампуле — аксессорном пучке клеточных веточек. Ауксиллярная клетка развивается в другой ампуле. В эмбриональном развитии оно разделяет свойства дюмонтиевых (групп Dumontia и Acrosymphyton) и пор. *Nemaliales*: эмбриоспора прорастает и нодулой, и нитью; так, в роде *Grateloupia* эмбриоспора развивается в нодулу, которая дает псевдопаренхимный диск, а в родах *Dermocorynus* и *Halymenia* прорастает нитью; у *Halymenia floresia* проталлий разнонитчатый, Acrochaetium-образный. У *Halymenia japonica* он имеет строение *Hymenoclonium serpens* (Umezaki, 1968; Guiry, Maggs, 1982, и др.).

Так же как в группе Acrosymphyton, развивается эмбриоспора у представителей сем. *Kallymeniaceae*.

Сборной группой являются корковые водоросли из семейств *Peyssonneliaceae* и *Cruoriaceae*. В этих группах споры прорастают и нитью, и нодулой.

То же самое можно сказать о пор. *Gigartinales*. Порядок объединяет представителей с разным эмбриональным развитием, одно-, дву-, многоосевой структурой, разными циклами, структурными и функциональными различиями в репродуктивной системе. Эмбриоспора гигартиновых прорастает после первого деления в нить или, дробясь, образует нодулу. Нодула перерастает в диск. В сем. *Calosiphonaceae* эмбриоспора прорастает по типу Hymenoclonium (Mayhoub, 1975). У *Nemastoma dichotoma* из сем. *Gymnophlaeaceae* — в Acrochaetium-образное слоевище (Hoek et al., 1972). Однако в подавляющем большинстве эмбриоспора гигартиновых развивается в нодулу, которая перерастает в разнонитчатую корковую протонему в изоморфных циклах или разнонитчатую протонему и спорофит в гетероморфных циклах. Это корки различного строения: типа Hilldenbrandia у *Nemastoma nakamurae*, Haematocelis в роде *Schizymenia*, Cruoria у *Halarachnion ligulatum* и *Turnerella pennyi*, Petrocelis в роде *Mastocarpus*, Erythrodermis и Petrocelis в роде *Gymnogongrus*, Porphyrodiscus simulans у *Ahnfeltia plicata* (Boillot, 1972; South et al., 1972; Umezaki, 1974; Farncham, Fletcher, 1976; Chen, 1977; West et al., 1977; DeCew, West, 1977; Ardré, 1980; Masuda, 1981, и др.).

У единственного представителя сем. *Sebdeniaceae* — рода *Sebdenia* — эмбриоспора образует нодулу или прорастает в нить, но в обоих случаях развивается Acrochaetium-образная протонема (Codomier, 1973).

Циклы развития в пор. *Gigartinales* меняются не только от рода к роду или от вида к виду, но и у одного и того же вида. Этой группе свойственны почти все типы циклов, встречающиеся у красных водорослей. Репродуктивная система гигартиновых также изменчива. Некоторые из семейств порядка связаны друг с другом переходными формами. Например, у *Ahnfeltia plicata* (сем. *Phyllophoraceae*) так называемые моноспоры и тетраспоры прорастают в короткую нить, на конце которой развивается многослойный диск Porphyrodiscus (Chen, 1977). В нематециях развиваются терминальные, зонально разделенные спорангии. У *A. concinna* спорофит также корковый, но спорангии интеркалярные и разделены крестообразно (Masuda, 1983). У *A. gigartinoides* спорофит Erythrodermis-образный (DeCew, West, 1977). Очевидно, что эти виды имеют разное происхождение, и помещение их в один род обусловлено явлением параллельного развития структуры гаметофита. По строению спорофита *A. concinna* обнаруживает признаки сем. *Gigartinaceae*, а *A. plicata* — признаки сем. *Phyllophoraceae*.

Несомненная связь устанавливается между гигартиновыми и криптонемиевыми водорослями при сравнении группы Acrosymphyton, а также сем. *Gloiosiphoniaceae* (пор. *Cryptonemiales*) с семействами *Gymnophlaeaceae* и *Calosiphonaceae* (пор. *Gigartinales*). Последние имеют одноосевое строение и преимущественно гетероморфный цикл. У *Calosiphonia vermicularis* (сем. *Calosiphonaceae*) и *Schizymenia dubyi* (сем. *Gymnophlaeaceae*) спорофит Haematocelis-образный (Mayhoub, 1975; Ardré, 1980). Такое же строение имеет он у видов рода *Farlowia* (группа Acrosymphyton в сем. *Dumontiaceae* — DeCew, West, 1981). Различие, определившее положение этих представителей в разных порядках, заключается в строении репродуктивной системы. Однако у *Nemastoma dichotoma* из сем. *Gymnophlaeaceae* (Hoek et al., 1972) протонема Acrochaetium-образная. Такая же она у криптонемиевой *Halymenia floresia* и гигартиновой *Sebdenia rodrigueziana* (Hoek, Cortel-Breeman, 1970, и др.).

Как уже говорилось, в цикле части изученных видов рода *Gymnogongrus* (пор. *Gigartinales*) спорофит Erythrodermis- или Petrocelis-образный. Erythrodermis-образный спорофит также у криптонемиевых *Pikea californica* и *Thuretellopsis peggiana* (Rhichardson, Dixon, 1970). Гигартиновые можно разделить на 2 группы семейств. Для первой группы характерен один и тот же цикл развития (изоморфный), одинаковое развитие эмбриоспоры (с образованием нодулы, прорастающей в диск), сходное строение репродуктивной системы (прокарп и число клеток в карпогонной ветви постоянны, ауксиллярная клетка — несущая или ее производная). Во второй группе, как мы могли убедиться, ведущие признаки стабильных комплексов не образуют: все или некоторые из них изменчивы. Представители этих семейств по структуре протонемы и спорофита тесно связаны с криптонемиевыми. В целом часть семейств этого порядка, а через них весь порядок имеют «открытые границы». Выделенный в сущности по одному признаку этот порядок при анализе других признаков представляется формированием искусственным. (С других позиций обсуждается искусственность этого порядка в работе G. Kraft и P. Robins (1985)).

Иная картина предстает перед нами при рассмотрении порядков *Corallinales*, *Gelidiales*, *Rhodymeniales*, *Ceramiales*. Эти порядки характеризуются стабильными комплексами мало изменчивых признаков.

Особо следует отметить своеобразие эмбрионального развития в каждой из названных групп.

Как уже говорилось выше, род *Ahnfeltia* из сем. *Phyllophoraceae* объединяет виды по сходству строения кладоталлия (гаметофита). Строение проталлия (спорофита) различно и сочетает признаки двух разных семейств. То же самое мы наблюдаем в других родах (рис. 2, *A*). Число свидетельств параллельного развития кладоталлия у разных видов можно увеличить (Farncham, Fletcher, 1976; DeCew, West, 1977, 1981; Masuda, 1981; Ohna et al., 1982, и др.), но еще больше их можно привлечь, чтобы показать, что есть и другая, по-видимому, чаще осуществляющаяся возможность в эволюции формы — от сходства в строении проталлия к различию в строении кладоталлия (Umezaki, 1968; Chichara, 1972; Cortel-Breeman, 1975, и др.). Например, большое число видов, различающихся строением кладоталлия, имеют Hymenoclonium-образный проталлий: сем. *Naccariaceae* — *Naccaria wiggii*; сем. *Bonnemaisoniaceae* — *Ptilonia okadai*, *Delisea fimbriata*, *Bonnemaisonia asparagoides*, *B. clavata*; сем. *Dumontiaceae* — *Acrosymphyton purpuriferum*, *Farlowia mollis*; сем. *Gloiosiphoniaceae* — *Schimmelmannia plumosa*; сем. *Halymeniaceae* — *Halymenia japonica*; сем. *Kallymeniaceae* — *Cirrulicarpus karolensis* и др. Acrochaetium-образный проталлий имеется у большинства видов в пор. *Nemaliales*, у *Nemastoma dichotoma* из пор. *Gigartinales*, у *Halymenia floresia* из пор. *Cryptonemiales* (рис. 2, *A*).

Сходные или различающиеся структуры проталлия в свою очередь ведут начало от различающихся или сходных типов прорастания эмбриоспор, у *Nemastoma dichotoma* эмбриоспора дробится и Acrochaetium-образная протонема развивается из нодулы, а у немалиевых и *Halymenia floresia* эмбриоспора, делясь на 2 клетки, непосредственно прорастает в нить, которая затем развивается в Acrochaetium-образную структуру. В роде *Gymnogongrus* структура Erythrodermis развивается с некоторыми видовыми различиями. Эмбриоспора дробится и образует нодулу, которая перерастает в диск или образует нить, тоже перерастающую в диск. Начальные стадии развития Haematocelis также различны.

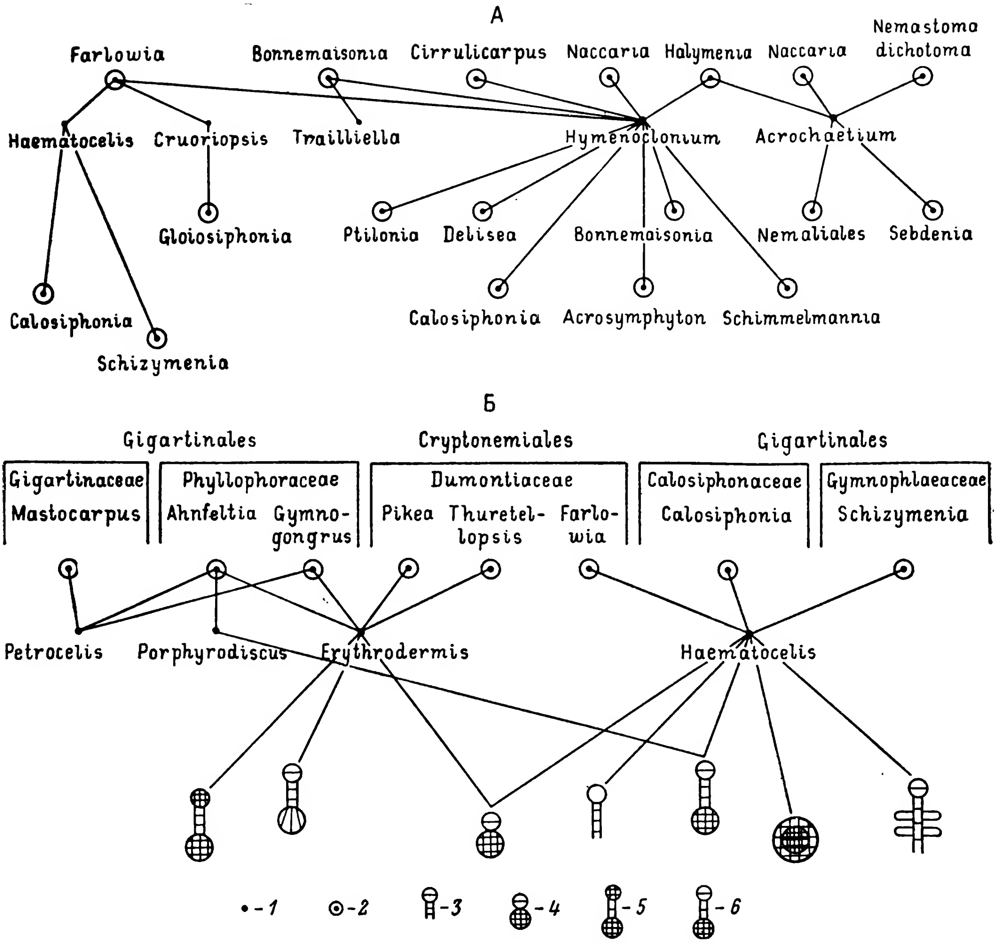


Рис. 2. Эволюция формы у *Rhodophyta* (*А*, *Б*).

1 — проталлий, *2* — кладоталлий, *3—6* — схематическое изображение прорастания эмбриоспоры и ранних стадий развития проталлия.

Эмбриоспора образует нодулу или делится пополам, и одна из клеток дает нить, начальные этапы развития которой тоже различны, но на конечном этапе формируется Haematocelis.

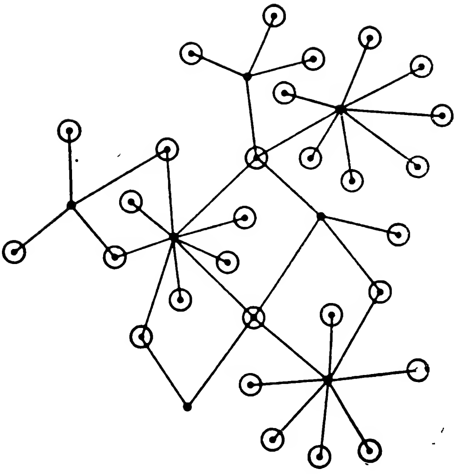
Таким образом, развитие формы идет от эмбрионального различия к сходству в протонеме и спорофите и от сходства к различию в кладоталлии гаметофита и наоборот (рис. 2, *Б*). Следует вывод, что формообразование у красных водорослей относительно ограничено в разнообразии, так как осуществляется не только путем дивергенций, но и — параллелизмов.

Характер филогенетических связей (фрагментарно) можно показать на примере некоторых представителей из семейств *Gigartinaceae*, *Phyllophoraceae*, *Dumontiaceae*, *Calosiphonaceae*, *Gymnophlaeaceae* (рис. 2, *Б*).

Обобщенно у всей группы красных водорослей схождение и расхождение фил дают картину сети, из узлов которой дивергируют более многочисленные филы. В целом филогения *Rhodophyta* выглядит ретикулятно-дивергентной (рис. 3).

Таким образом, мы приходим к заключению, что параллелизм является эволюционной нормой у красных водорослей и филогения группы как исторический процесс не может быть представлена ни как древо, ни как «веер» или «гребенка». Установление родственных связей выявляет иной характер фило-

Рис. 3. Характер филогенетических связей у *Rhodophyta*.



гении группы — ретикулятно-дивергентный. В этом мы могли убедиться не только на видовом уровне, но и на уровне семейств и порядков. Мы также могли убедиться, что каждый крупный таксон, будь то семейство или порядок, характеризуется наличием корреляционной системы характерных признаков или отсутствием таковой. Как возможную корреляционную систему мы рассмотрели следующие признаки: характер развития эмбриоспоры, особенности строения проталлия (протонемы и спорофита) и кладоталлия гаметофита, особенности развития женской репродуктивной системы до и после оплодотворения, тип жизненного цикла. В таких больших порядках, как *Cryptonemiales* и *Gigartinales*, эти признаки не образуют корреляционной системы. Названные порядки не имеют «закрытых границ» и в процессе эволюции пополняют друг друга. Таковы и некоторые семейства этих порядков, таков и небольшой порядок *Bonnemaisoniales*. Напротив, порядки *Gelidiales*, *Corallinales*, *Rhodymeniales* и *Ceramiales* имеют корреляционные системы характерных признаков и характеризуются «закрытыми границами», являясь, таким образом, примером дивергентной эволюции у красных водорослей. Это утверждение становится особенно убедительным при рассмотрении порядков *Ceramiales* и *Corallinales*. Обе группы индивидуализировались и приобрели характерные черты однажды, резко отклонившись в развитии от других групп. Однако внутри порядков филогения носит также смешанный ретикулятно-дивергентный характер. В пор. *Ceramiales* — одном из трех самых крупных порядков *Rhodophyta* — эволюционирует лишь форма кладоталлия. Направление эволюции и все многообразие формы определяются функциональной особенностью апикальной клетки — ее пространственным положением, числом и положением ее рабочих поверхностей, а также взаимодействием двух процессов: роста и ингибиции роста (Перестенко, 1972).

Дивергировавшие (отклонившиеся) группы являют собой случай соответствия системы и филогении в обычном ее понимании. Напротив, система групп с ретикулятно-дивергентным типом эволюции объективно не может быть названа филогенетической. Даже при максимальном усовершенствовании системы и исправлении допущенных ошибок она не может стать полностью филогенетической, так как, будучи иерархической, объективно отражает лишь дивергентные процессы дифференциации формы.

Что касается высших уровней системы (классов и подклассов), то они у красных водорослей предстают как вполне естественные группы. С целью обоснования этого утверждения следует обратиться к проблеме происхождения многоклеточности, особенно актуальной в систематике низших растений.

О происхождении многоклеточности у водорослей говорили много, но, по-видимому, эта проблема, помимо общих вопросов, имеет свое специфическое решение применительно к каждой конкретной группе. У красных водорослей возможны 2 пути происхождения многоклеточности — от колонии в классе *Bangiophyceae* и от клетки в классе *Florideophyceae*. Обе возможности нашли отражение в системе только потому, что коррелятивно с этим признаком оказались связанными и другие, легшие в основу разделения *Rhodophyta* на 2 класса.

Класс *Bangiophyceae* включает организмы одноклеточные, колониальные и многоклеточные. У многоклеточных организмов из пор. *Bangiales* клетки располагаются обычно плотнее, чем в колониях, и группами в системе вставочных оболочек. Рост интеркалярный, осуществляется делением всех клеток слоевища (за исключением клеток основания). Органы размножения образуются трансформацией или делением вегетативной клетки, либо отделяются от нее. У ряда представителей класса устанавливаются плазматическая связь как результат образования неполной клеточной перегородки (*Compsopogon coeruleus* — Fan, 1960, и др.) или поровые связи типа связей флоридеевых (*Conchocelis*, *Rhodochaete parvula* — Boillot, 1975, и др.).

Сходство нитчатых колоний и многоклеточных нитей настолько велико, что при отсутствии связей между клетками установить грань между ними затруднительно.

В классе *Florideophyceae* эволюционировала нить с апикальным ростом, ведущая происхождение от одной клетки.

Вследствие различного происхождения многоклеточности обе группы, надо полагать, эволюционировали самостоятельно и дивергентно.

Тип многоклеточности определил различия в росте, развитии половой репродуктивной системы и в образовании гаплоидных спор (тетраспор у флоридеевых и моноспор у *Rhodochaete parvula*).

Черты сходства обоих классов являются параллелизмом (вторичные поровые связи между клетками, размножение моноспорами, развитие трихогины у карпогона, отсутствие гонимобласта у примитивных флоридеевых, прямое развитие зиготы у *Acrochaetium pectinatum* и *Erythrotrichia*).

ЛИТЕРАТУРА

Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 7, с. 750—764. — *Ardré F.* Observations sur le cycle de développement du *Schizymenia dubyi* (Rhodophycée, Gigartinale) en culture. — Crypt.: Algol., 1980, t. 1, N 2, p. 111—140. — *Bodard M.* Étude morphologique et cytologique d'*Helminthocladia senegalensis* (Rhodophycées), Némalionale nouvelle à carpotétraspores et à cycle haplodiplophasique. — Phycologia, 1971, vol. 10, N 4, p. 361—374. — *Boillot A.* Le cycle de l'*Halarachnion ligulatum* (Woodward) Kuetzing (Rhodophycée, Gigartinale). — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 275—292. — *Boillot A.* Cycle biologique de Rhodochaete parvula (Thuret) (Rhodophycées, Bangiophycidées). — Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 1975, t. 39, suppl., p. 67—83. — *Boillot A., L'Hardy-Halos M.-Th.* Observations en culture d'une Rhodophycée Bonnemaisoniale: le *Naccaria wiggii* (Turner, Endlicher). — Soc. Phycol. France, Bul., 1975, N 20, p. 30—36. — *Chen L. C.-M.* The sporophyte of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries (*Rhodophyceae*, *Gigartinales*) in culture. — Phycologia, 1977, vol. 16, N 2, p. 163—168. — *Chichara M.* Germination of the carpospores of *Bonnemaisonia nootkana* with special reference to the life cycle. — Phycologia, 1965, vol. 5, N 1, p. 71—79. — *Chichara M.* Germination of carpospores of *Pikea californica* and *Schimmelmannia plumosa* as found in Japan with special reference to their life history. — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 313—322. — *Chichara M., Yoshizaki M.* *Bonnemaisoniaceae*: their gonimoblast, development, life history and systematics. — Contr. Syst. Benth. Mar. Algae North Pac., 1972, p. 243—251. — *Codomier L.* Caracteres généraux et développement des spores de *Sebdenia dichotoma* (J. Ag.) Berthold (Rhodophycées, Gigartinales). — Phycologia, 1973, vol. 12, N 3/4, p. 97—105. — *Codomier L.* Recherches sur les *Kallymenia* (*Cryptonemiales*, Kallymeniacées). — Vie, Milieu, 1974, vol. 24, fasc. 3, ser. A, p. 369—388. — *Cortel-Breeman A. M.* The life history of *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjost. (*Rhodophyceae*, *Cryptonemiales*). Isolation of tetrasporophytes. — Acta Bot. Neerl., 1975, vol. 24, N 2, p. 111—127. — *DeCew T. C., West J. A.* Life history of *Ahnfeltia gigartinoides*: a possible link between the *Phyllophoraceae* and the *Gigartinaceae*. — J. Phycology, 1977, vol. 13, suppl., abstr. 83, p. 16. — *DeCew T. C., West J. A.* Investigations on the life histories of three *Farlowia* species (*Rhodophyta*: *Cryptonemiales*, *Dumontiaceae*) from Pacific North America. — Phycologia, 1981, vol. 20, N 4, p. 342—351. — *Fan K.-C.* On pit-connection in *Bangiophycidae*. — Nov. Hedw., 1960, Bd 1, Hf 3—4, S. 305—307. — *Farncham W. F., Fletcher R. L.* The occurence of a *Porphyrodiscus simulans* Batt. phase in the life history of *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. — Brit. Phycol. J., 1976, vol. 11, N 2, p. 183—190. — *Feldmann G.* Développement comparé des spores du *Dudresnaya verticillata* (Whithering) Le Jolis et de l'*Acrosymphyton purpuriferum* (C. Ag.) Sjostedt. — Rev. Gén. Bot., 1955, t. 62, N 740, p. 629—639. — *Guiry M. D., Maggs C. A.* The morphology and life history of *Dermocorynus montagnei* Crouan Frat. (*Haly-*

meniaceae; *Rhodophyta*) from Ireland. — Brit. Phycol. J., 1982, vol. 17, p. 215—228. — *Hoek C. van den*, *Cortel-Breeman A. M.* Life history studies on *Rhodophyceae*. II. *Halymenia floresia* (Clem.) Ag. — Acta Bot. Neerl., 1970, vol. 19, N 3, p. 341—362. — *Hoek C. van den*, *Cortel-Breeman A. M.*, *Rietema H.*, *Wanderes J. B. W.* L'interprétation des données obtenues par des cultures unialgiales sur les cycles évolutifs des algues. — Bul. Soc. Bot. France, Mém., 1972, p. 45—66. — *Kraft G. T.*, *Robins P. A.* Is the order *Cryptonemiales* defensible? — Phycologia, 1985, vol. 24, N 1, p. 67—77. — *Kylin H.* The marine red algae in the vicinity of the biological station at Friday Harbour, Washington. — Lunds Univ. Årsscrift., N. F., 1925, Avd. 2, Bd 21, N 9, 87 p. — *Kylin H.* Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund CWK Gleerups Förlag, 1956. 669 S. — *L'Hardy-Halos M.-Th.* Les *Ceramiaceae* (*Rhodophyceae*, *Florideae*) des côtes de Bretagne: I-le genre *Antithamnion* Nageli. — Rev. Alg., N. S., 1968, t. 3, N 2, p. 153—183. — *Masuda M.* Further observations on the life history of *Gymnogongrus flabelliformis* Harvey (*Rhodophyta*) in culture. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 5, 1981, vol. 12, N 3, p. 159—164. — *Masuda M.* A systematic study of the tribe *Rhodomeleae* (*Rhodomelaceae*, *Rhodophyta*). — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 5, 1982, vol. 12, N 4. 400 p. — *Masuda M.* The life history of *Ahnfeltia concinna* J. Agardh (*Rhodophyta*, *Gigartinales*) from Japan. — Jap. J. Phycologia, 1983, vol. 31, N 3, p. 180—189. — *Mayhoub H.* Nouvelles observations sur le cycle de développement du *Calosiphonia vermicularis* (J. Ag.) Sch. (Rhodophycée, Gigartinale). — C. R. Acad. Sci., Paris, sér. D, 1975, t. 280, N 21, p. 2441—2443. — *Moe R. L.*, *Silva P. C.* Morphological and taxonomic studies on antarctic *Ceramiaceae* (*Rhodophyceae*). II. *Pterothamnion* (Kylin) comb. nov. *Antithamnion antarcticum* Kylin. — Brit. Phycol. J., 1980, vol. 15, p. 1—17. — *Morohosi H.*, *Masuda M.* The life history of *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael (*Rhodophyceae*, *Cryptonemiales*). — Jap. J. Phycol., 1980, vol. 28, N 2, p. 81—91. — *Ohna J.*, *Masuda M.*, *Kurogi M.* Reproductive phenology of *Gigartina pacifica-ochotensis* and *Petrocelis* (*Rhodophyta*) in Oshoro bay, Hokkaido. — Jap. J. Phycol., 1982, vol. 30, N 2, p. 125—133. — *Oltmanns F.* Morphologie und Biologie der Algen. Zweiter Band. *Phaeophyceae—Rhodophyceae.* Jena; Fischer., 1922. 439 S. — *Richardson N.*, *Dixon P. S.* Culture studies on *Thuretellopsis peggiana* Kylin. — J. Phycol., 1970, vol. 6, N 2, p. 154—159. — *Schmitz F.* Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. Sitzugsber. Acad. Wissensch. Berlin., 1883. 46 S. — *Schmitz F.* Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen. — Flora, 1889, Bd 72, Hf 5, S. 435—456. — *Searles R. B.*, *Lewis S. M.* North Carolina marine algae. XI. A new species of *Helminthocladia* (*Liagoraceae*, *Nemaliales*, *Rhodophyta*), with a reappraisal of the generic limits of *Helminthocladia* and *Helminthora.* — J. Phycol., 1983, vol. 19, N 2, p. 164—172. — *South G. R.*, *Hooper R. G.*, *Irvine L. M.* The life history of *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz. — Brit. Phycol. J., 1972, vol. 7, p. 221—233. — *Sundene O.* The conspecifity of *Antithamnion sarniense* and *A. spirographidis* in view of culture experiment. — Mytt Mag. Bot., 1964, vol. 12, p. 35—42. — *Umezaki I.* A study on the germination of carpospores of *Dudresnaya japonica* Okamura (*Rhodophyta*). — Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 1968, vol. 16, N 4, p. 263—272. — *Umezaki I.* The life history of *Nemastoma nakamurae* Yendo (*Nemastomataceae*, *Rhodophyta*) in culture. — J. Jap. Bot., 1974, vol. 19, N 11, p. 346—352. — *West J. A.*, *Polanshek A. R.*, *Guiry M. D.* The life history in culture of *Petrocelis cruenta* J. Agardh (*Rhodophyta*) from Ireland. — Brit. Phycol. J., 1977, vol. 12, N 1, p. 45—53. — *Wollaston E. M.* Descriptions of two new genera, *Scageliopsis* and *Glandothamnus* (*Ceramiaceae*, *Rhodophyta*) including five previously undescribed species from South Australia. — Pac. Sci., 1980, vol. 34, N 2, p. 109—127. — *Yoshida T.* Observations on *Antithamnion miharae* Tokida and *A. corallina* Kjellman (*Rhodophyta*, *Ceramiales*) from the east coast of Hokkaido, Japan. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., ser. 5, 1981, vol. 12, N 3, p. 173—182.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 II 1987.

SUMMARY

The phenomenon of parallel evolution is inherent in *Rhodophyta.* In evolution of rhodophycean forms parallelisms are combined with divergences. The direction of their development is from distinction (or likeness) in embryospore germination to likeness (or distinction) in prothallium structure and then in distinction (or likeness) in cladothallium structure. Parallelism phenomenon is reflected in the certain scheme of species divergence. On the one hand, the scheme shows that species attributed to one genus according to morphological features are not obligatory closely-related, and on the other hand, closely-related species can be attributed to different genera. Just the same regularities can be observed when one reveals relationship between genera from different families. So phylogeny of the group can not be presented as «a tree», neither as «a fan», nor as «a comb», because in the existing hierarchic system of organisms phylogeny possesses reticular-divergent character.

ТОМ 73 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1988, № 2

УДК 581 : (4+331.2) : 582.572.222

В. Н. Косенко

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ *CHIONOGRAPHIDEAE, UVULARIEAE, TRICYRTIDEAE, SCOLIOPEAE, ANGUILLARIEAE, IPHIGENIEAE, GLORIOSEAE, COLCHICEAE* (*MELANTHIACEAE*)

V. N. KOSENKO. POLLEN MORPHOLOGY IN *CHIONOGRAPHIDEAE, UVULAREAE, TRICYRTIDEAE, SCOLIOPEAE, ANGUILLARIAEAE, IPHIGENIEAE, GLORIOSEAE, COLCHICEAE* (*MELANTHIACEAE*)

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцевых зерен 22 родов и 60 видов сем. *Melanthiaceae* s. l. На основе палинологических данных подтверждены самостоятельность и принятый в варианте системы А. Л. Тахтаджяна (1987) объем триб *Chionographideae*, *Tricyrtideae*, *Scoliopeae*, *Anguillarieae*, *Colchiceae*. По строению спородермы гетерогенными являются трибы *Uvularieae* и *Iphigenieae*. Род *Uvularia* отличается от остальных родов трибы *Uvularieae* (*Kreysigia*, *Schelhammera*, *Burchardia*) наличием дистально-1,2-бороздных пыльцевых зерен с ямчато-шипиковой скульптурой, что, по-видимому, является основанием для выделения его в отдельную таксономическую группу. Выявлены значительные различия по строению экзины и борозды у видов рода *Iphigenia*, что указывает на необходимость уточнения его систематики и таксономии. Типовой вид *I. indica* отличается от остальных изученных видов *Iphigenia* и родов *Baeometra*, *Camptorrihiza*, *Ornithoglossum*, *Hexacyrtis* шиповато-ямчатой скульптурой экзины, в то время как остальные представители трибы *Iphigenieae* имеют сетчатую или, значительно реже (*Hexacyrtis*), струйчатую экзину. Наиболее специализированными являются пыльцевые зерна родов *Chionographis* и *Chamaelirium*, характеризующиеся 1,2, 4 порами, интектатной эктэкзиной и бугорчато-шипиковой скульптурой. Пыльцевые зерна родов трибы *Colchiceae*, как правило, 2-поровые с мелкосетчатой экзиной. Пыльцевые зерна *Tricyrtis* и *Scoliopus* сходны по строению борозды (очень широкая, рваный край, крупнобугорчатая мембрана) и значительно различаются между собой по рисунку общей поверхности. Особенностью пыльцевых зерен рода *Gloriosa* и отдельных видов рода *Littonia* является струйчатая скульптура экзины. Род *Sandersonia*, относящийся к трибе *Glorioseae*, имеет более мелкие, чем у родов *Gloriosa* и *Littonia*, пыльцевые зерна, щелевидную борозду и мелкосетчатую экзину, аналогичную экзине пыльцевых зерен вида *Littonia modesta*.

Настоящая работа является продолжением предпринятого ранее сравнительно-палиноморфологического изучения сем. *Melanthiaceae* s. l. (Косенко, 1987). Методика изучения материала соответствует предыдущей работе. Материалом для исследования послужили главным образом гербарные образцы из коллекции Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). По родам *Baeometra* (BM), *Camptorrhiza* (PRE), *Littonia* (BM), *Hexacyrtis* (K), *Iphigenia* (BM), *Sandersonia* (K) материал частично был получен из зарубежных ботанических учреждений. Некоторые образцы видов *Merendera raddeana* и *M. trigyna* изучены из коллекции Гербария Института ботаники АН АрмССР (ERE).

При характеристике объема и ареала изученных родов использованы имеющиеся региональные «Флоры» (Thiselton-Dyer, 1896—1897; Marloth, 1915; Ewart, 1930; Humbert, 1938; Black, 1943; Adamson, Salter, 1950; Munz, Keck, 1959; Moore, Edgar, 1970; Hitchcock et al., 1973; Flora Coreana, 1976; Wang Fa-tauan, Tang Tsin, 1980; Coile, 1981; Bond, Goldblatt, 1984), справочные пособия (Willis, 1973), систематические обработки по сем. *Melanthiaceae* (Krause, 1930; Тахтаджян, 1982; Dahlgren et al., 1985).

Литературные сведения о морфологии пыльцевых зерен данной группы родов очень незначительные и получены главным образом с использованием СМ (Куприянова, 1948; 1983; Cranwell, 1953; Ikuse, 1956; Nair, Sharma, 1965; Rao, Lee, 1970; Radulescu, 1972—1973; Shimakura, 1973; Schulze, 1975, 1978, 1982; Nordenstam, 1978, 1982; Macfarlane, 1980; Nakamure, 1980).

Целью настоящей работы является изучение морфологии пыльцевых зерен остальных родов сем. *Melanthiaceae* с помощью СМ и СЭМ для решения вопросов систематики и таксономии. Изучено 22 рода и 60 видов. Названия триб и их объем соответствуют последнему варианту системы сем. *Melanthiaceae*, предложенному А. Л. Тахтаджяном (1987).

Данная статья, так же как и предыдущая, посвящена в основном описанию морфологии пыльцы изученных родов. Обсуждение полученных результатов и классификация семейства на основе палинологических признаков с учетом ультраструктуры экзины будут представлены в следующей публикации.

Результаты исследования

Триба *Chionographideae*

1. Род *Chionographis* Maxim. (табл. I, *7—9*)

Пыльцевые зерна 2—4 (1)-поровые, сфероидальные, мелкие, диаметром 17.2—21.1 мкм или несколько продолговатой формы, очень редко 1-бороздные, также мелкие, размером 21.1—23.0×16.3—18.2 мкм. Поры неодинаковые по размеру (диаметром до 5.0 мкм) и нерегулярно располагаются на поверхности. Экзина толщиной 1.3 мкм; эктэкзина 2-слойная, интектатная, столбиковая. Столбики цилиндрические, высотой 0.8—1.0 мкм, на вершине с шипиком. Число шипиков также варьирует от одного до трех. Скульптура бугорчато-шипиковая (табл. I, *9*); бугорки располагаются группами или в виде цепочки на фоне гладкой поверхности, округлые, диаметром 0.7—0.8 мкм. Мембрана апертур бугорчатая (табл. I, *8*), не отличается по скульптуре от общей поверхности пыльцевого зерна.

Исследованные образцы. *C. japonica* Maxim.: Japan, 1954, M. Togashi 1041; Japan, 1958, Nobuo Satomi 1970; Japan, Nagasaki, 1863, Maximowicz s. n.; Japan, prov. Shiga, 1863, M. Togashi 7368; Japan, Honshu, 1978, L. Tateishi, Murata 4162; Япония, 1880, Чоноски 1382.

В роде насчитывается 4 вида, произрастающих в Японии, на о. Чеджудо (Корея) и в Южном Китае (Hara, 1968).

2. Род *Chamaelirium* Willd. (табл. I, *1—6*, *10*)

Пыльцевые зерна 1-4 (много)-поровые, сфероидальные, мелкие, диаметром 23.0—26.8 мкм; 1-бороздные, эллипсоидальные, размером 24.9—26.8×17.2—19.1 мкм (табл. I, *4*). Поры диаметром до 7.5 мкм. Борозда не имеет четкого края, на концах плавно переходит в общую поверхность экзины (табл. I, *4*), иногда борозда щелевидная (табл. I, *1*). Экзина толщиной 1.9 мкм; эктэкзина 2-слойная, интектатная, столбиковая. Столбики цилиндрические с шаровидной головкой, высотой около 1.2 мкм. Скульптура бугорчатая. Мембрана апертур также бугорчатая.

Исследованные образцы. *C. luteum* A. Gray: Северная Америка, 1926, F. W. Johns s. n.; N. E. Florida, A. H. Curtiss 2903; Virginia, Bedford Co., 1872, A. H. Curtis s. n.

Монотипный род, распространенный в восточной части Северной Америки.

Триба *Uvularieae*

3. Род *Uvularia* L. (табл. II, *1*—*7*, *9*)

Пыльцевые зерна 2 (1)-бороздные (*U. grandiflora*, *U. perfoliata*) или 1-бороздные (*U. sessilifolia*), широкоэллипсоидальные, редко спирально-бороздные и сфероидальные, крупные, размером от 28.8—32.6×48.0—53.7×30.7—32.6 мкм (*U. sessilifolia*) до 28.8—38.4×55.3—61.4×30.7—38.4 мкм (*U. grandiflora*) или среднего размера, 24.9—28.8×48.0—49.9×28.8—30.7 мкм (*U. perfoliata*). Сфероидальные пыльцевые зерна, обнаруженные только у *U. sessilifolia*, имеют диаметр 32.6—38.4 мкм. В случае 2-бороздных пыльцевых зерен борозды располагаются на одной дистальной стороне, на расстоянии 13.0—15.0 мкм друг от друга (табл. II, *3*, *6*). У пыльцевых зерен *U. grandiflora* борозды нередко различаются по размеру у одного и того же пыльцевого зерна. У пыльцевых зерен *U. sessilifolia* борозда длинная, концы ее заходят на противоположную сторону (табл. II, *7*) или сфероидальные пыльцевые зерна этого вида имеют спиралевидную апертуру (табл. II, *9*). Борозды неширокие, от 1.0—2.0 мкм (*U. grandiflora* и *U. perfoliata*) до 2.5—3.0 мкм (*U. sessilifolia*). Край борозд рваный (табл. II, *4*). Экзина толщиной 1.9 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная; столбики шаровидные на тонких ножках. Скульптура одного типа на всей поверхности пыльцевого зерна, ямчато-бугорчатая (*U. perfoliata*) или ямчато-шипиковая (*U. sessilifolia*, *U. grandiflora* — табл. II, *2*). Ямки диаметром 0.1—0.2 мкм; шипики заостренные, шириной при основании 0.2—0.3 мкм, высотой 0.2 мкм. У пыльцевых зерен *U. perfoliata* между ямками находятся мелкие округлые бугорки, диаметром 0.2 мкм. Мембрана борозд крупнобугорчатая (*U. sessilifolia*) или бугорчатая (остальные виды).

Виды рода *Uvularia* достаточно хорошо различаются по морфологии пыльцы главным образом по типу апертур, скульптуре экзины и ширине борозд.

Исследованные образцы. *U. grandiflora* J. E. Sm.: Canada, Quebec, 1928, F. Marie-Victoria 28 669; Canada, 1970, D. E. Swales 3477; Louis County, 1971, M. L. Andreason, L. A. Vollmar 88; Главный ботанический сад, 1923, А. Смирнова, s. n., культивируется. *U. perfoliata* L.: Virginia, Bedford Co., 1971, A. H. Curtiss s. n. *U. sessilifolia* L.: Virginia, Bedford Co., 1869, A. H. Curtiss s. n.

Род эндемичный для Северной Америки, состоит из 5 видов, произрастающих на востоке Северной Америки от п-ова Новая Шотландия до Флориды, на западе доходит до Северной Дакоты и Лузианы (Wilbur, 1963).

4. Род *Kreysigia* Reich. (табл. II, *8*, *10*; III, *1*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, широкоэллипсоидальные, крупные, размером 36.4—40.0×48.0—51.8×36.4—40.0 мкм. Борозда длинная, нередко концы ее заходят на противоположную сторону, одной ширины (4.0 мкм) по всей длине, с закругленными концами. Край борозды рваный. Экзина толщиной 2.4 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Скульптура ямчато-бугорчатая, более сглаженная на проксимальной стороне (табл. II, *9*). Ямки глубокие, размером 0.6—1.4 мкм. Поверхность между ямками возвышается в виде бугорков, неодинаковых по размеру (до 4.0 мкм) и форме. Мембрана борозды почти гладкая, по краю неравнобугорчатая.

Исследованный образец. *K. multiflora* (R. Brown) Reich.: Goramba, 1912, J. L. Boorman s. n.

Монотипный юго-восточноавстралийский род.

5. Род *Schelhammera* R. Brown (табл. III, *2*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, эллипсоидальные, крупные, размером 44.1—53.7×67.2—76.8×44.1—53.7 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна или нередко концы заходят на противоположную сторону, одной ширины (3.0—3.5 мкм) по всей длине, с закругленными концами. Край борозды неровный. Экзина толщиной 2.4 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная; столбики с шаровидной головкой на тонких ножках, подстилающий слой по толщине равен высоте покрова. Скульптура ямчато-бугорчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи разного размера (0.6—1.0 мкм), глубокие, чаще очень неправильной формы или округлые. Участки поверхности между ячеями возвышаются над общим фоном в виде неправильной формы бугорков, размером 0.2—2.5 мкм (табл. III, *2*).

Исследованные образцы. *Sch. undulata* R. Brown: 1802, R. Brown s. n.: Australia, E. Coast New South Wales, Mossmann 160.

Малочисленный восточноавстралийский род.

Примечание. По скульптуре экзины пыльцевые зерна *Schelhammera undulata* проявляют определенное сходство с пыльцевыми зернами *Kreysigia multiflora*.

6. Род *Burchardia* R. Brown (табл. III, *3*, *4*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 15.3—17.2×26.8—30.7×15.3—17.2 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая (около 1.0 мкм). Край борозды рваный. Экзина толщиной 1.5 мкм, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.3—0.4 мкм; дно ячей не выявляется. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Столбики с шаровидной головкой на тонкой ножке, подстилающий слой тонкий. Мембрана борозды бугорчатая, бугорки диаметром 0.8 мкм, представляют собой фрагменты эктэкзины.

Исследованные образцы. *B. umbellata* R. Brown: Victoria, 1908, Williamson s. n.; Australia, 1844—1846, M. Verrlaux s. n.; Australia, Muller s. n.; W. Australia, Cleland, J. Burton 190.

Род представлен тремя видами, произрастающими в Австралии и Тасмании.

Триба *Tricyrtideae*

7. Род *Tricyrtis* Wall. (табл. III, *5—9*)

Пыльцевые зерна 1-бороздчатые, лодочковидные или почти сфероидальные (*T. pilosa*), в очертании с полюса эллиптические или сферические; крупные, размером от 36.4—38.4×53.7—59.5×36.4—40.3 мкм (*T. hirta* и *T. macropoda*) до 46.0—49.0×69.1—72.9×46.0—49.9 мкм или 55.6—57.6×51.8—53.7 мкм (*T. pilosa*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна; у *T. pilosa* может быть очень широкой и занимать почти половину поверхности пыльцевого зерна; у *T. hirta* и *T. macropoda* значительно уже. Край борозды рваный (табл. III, *6*, *7*). Экзина толщиной 2.0 мкм, ямчатая (*T. macropoda* — табл. III, *8*) и мелкосетчатая (остальные виды), одного типа на всей поверхности. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Ячеи округлые, стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм. Мембрана борозды крупнобугорчатая; бугорки неправильной формы, размером 1.5—2.5 мкм, образованы фрагментами эктэкзины (табл. III, *9*).

Изученные виды рода *Tricyrtis* различаются только по морфометрическим признакам пыльцы.

Исследованные образцы. *T. hirta* (Thunb.) Hook.: Japan, Insula Jesso, 1871, Albrecht s. n. *T. macropoda* Miq.: Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, культ. s. n. *T. pilosa* Wall.: Khasia, 1885, C. B. Clarke 38 370.

В роде насчитывается 10—15 видов, произрастающих в Восточных Гималаях, континентальном Китае, на о. Тайвань и в Японии.

Триба *Scoliopeae*

8. Род *Scoliopus* Torr. (табл. III, *10*; IV, *1*, *2*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, сфероидальные или несколько продолговатой формы, крупные, размером 46.0—48.0×51.8—55.6 мкм или диаметром 53.7—55.6 мкм. Борозда длинная, широкая, у пыльцевых зерен *S. hallii* занимает почти половину поверхности пыльцевого зерна (табл. IV, *1*). Край борозды рваный. Экзина толщиной 2.0 мкм; эктэкзина столбиковая, тектатная. Головки столбиков неправильной формы, подстилающий слой тонкий. Скульптура ячеистая. Ячеи глубокие, округлые, диаметром 0.6—1.0 мкм, располагаются на разном уровне. Стенки ячей сплошные, извилистые, толщиной 0.4—0.5 мкм, окружают ячейку в виде валика (табл. III, *10*). Мембрана борозды крупнобугорчатая, бугорки неправильной формы, размером 0.4—2.0 мкм, образованы фрагментами эктэкзины (*S. hallii*) или бугорчатая (*S. begelowii*).

Виды рода *Scoliopus* очень близки по морфологии пыльцевых зерен и различаются по скульптуре бороздной мембраны и ширине борозды.

Исследованные образцы. *S. begelowii* Torr.: California, San Mateo County, 1902, coll. n. 322: California, Humbold County, 1924, J. P. Tracy 6615. *S. hallii Wats.*: Oregon, 1887, T. T. Howell s. n.

Примечание. Выявлено сходство в размере и строении элементов скульптуры мембраны борозды и строении самой борозды у видов *Tricyrtis macropoda* и *Scoliopus hallii*. Однако эти виды достаточно хорошо различаются по рисунку поверхности экзины.

Триба *Anguillarieae*

9. Род *Onixotis* Raf. (табл. IV, *3*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 15.3—17.2×26.8—30.7×17.2—21.1 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна (*O. punctata*) или несколько короче (*O. triquetra*), узкая, незначительно расширяется к концам (до 3.0 мкм). Экзина толщиной 1.5 мкм, ямчато-сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи округлые (0.2—0.4 мкм), стенки ячей сплошные, извилистые, толщиной 0.4—0.5 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Мембрана борозды бугорчатая, бугорки размером 0.4—0.5 мкм (табл. IV, *3*).

Виды рода *Onixotis* очень близки по морфологии пыльцы, незначительные различия обнаружены только по размеру борозд.

Исследованные образцы. *O. punctata* (L.) Mabberley: Africa australis, pr. Houtsbay, 1892, R. Schlechter 1229; Africa australis, pr. Piquetberg, 1894, R. Schlechter 4854. *O. triquetra* (L. f.) Mabberley: Africa australis, pr. Saron, 1894, coll. n. 4865; Herb. Fischer, 1826, coll. n. s. n.; Caput Bonae Spei, 1938, Hegs s. n.

Олиготипный род, виды которого произрастают в Капской области (Mabberley, 1980).

Примечание. У пыльцевых зерен обоих видов рода *Onixotis* на поверхности экзины хорошо выражено место контакта микроспор в тетраде.

10. Род *Wurmbea* Thunb. (табл. IV, *4—9*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, от 13.7—15.3×21.1—26.8×15.3—17.2 мкм (*W. spicata*) до 21.1—23.0×36.4—42.2×23.0—26.8 мкм (*W. dioica*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна или несколько короче (*W. spicata*); шириной 2.0—3.0 мкм (*W. spicata*), 6.0 мкм (*W. drummondii*, *W. tenuis*) или 2.0—10.0 мкм (*W. dioica*); к концам расширяется. Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая (большинство видов) и сетчатая (*W. dioica*, *W. tenuis* — табл. IV, *4*). Стенки ячей сплошные, извилистые, толщиной 0.4—1.0 мкм. Наиболее толстые и наиболее рельефные стенки имеют пыльцевые зерна *W. tenuis*. Дно ячей бугорчатое или не выявляется. Мембрана борозд бугорчатая.

Изученные виды рода *Wurmbea* достаточно хорошо различаются по морфологии пыльцы.

Исследованные образцы. *W. spicata* (Burm.) Dur. et Schinz.: Capens, Zeyher, coll. n. s. n. *W. dioica* (R. Brown) F. Mueller: S. Australia, 53 ml N of Port Augusta, A. R. R. Higginson s. n.; Australia, Victoria, 1915, H. B. Williamson s. n. *W. drummondii* Bentham: Herb. Fischer, coll. n. 448. *W. tenuis* Baker: Unjika Africa, 1930, W. Goetze s. n.

В роде насчитывается около 25 видов, распространенных в тропической и особенно в Южной Африке, а также в Австралии и Тасмании (Nordenstam, 1978; Macfarlane, 1980).

Триба *Iphigenieae*

11. Род *Iphigenia* Kunth (табл. IV, *10*, *11*; V, *1—5*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса продолговато- и широкоэллиптические, среднего размера, от 17.2—21.1×34.5—36.8×19.2—21.1 мкм (*I. schlechteri*) до 26.8—28.8×30.8—36.8×26.8—28.8 мкм (*I. victoria*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины по всей длине (2.5 мкм), с закругленными концами. У пыльцевых зерен *I. victoria* (табл. V, *4*) и особенно у пыльцевых зерен *I. yunodii* (табл. V, *5*) край борозды плохо выражен, мембрана борозды обнаруживается как участок поверхности с более «рыхлой» эктэкзиной. У пыльцевых зерен *I. indica* и *I. schlechteri* борозда имеет более четкие контуры и является более оформленной (табл. V, *1*, *2*). Экзина толщиной 1.5 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Скульптура мелкосетчатая (большинство видов — табл. IV, *11*) и шиповато-ямчатая (*I. indica* — табл. IV, *10*). Ячеи округлые, глубокие, у видов с мелкосетчатой экзиной стенки ячей извилистые; у *I. indica* ямки глубокие и между ними на расстоянии 0.6—1.0 мкм друг от друга находятся шипы, высотой до 1.0 мкм. Мембрана борозды шиповатая (*I. indica*), крупнобугорчатая (*I. victoria*) или почти гладкая (*I. schlechteri* — табл. V, *1*).

Среди изученных видов существенно выделяется по строению спородермы *I. indica*, пыльцевые зерна которого имеют в отличие от остальных изученных видов шиповато-ямчатую скульптуру экзины и более оформленную борозду.

Исследованные образцы. *I. indica* A. Gray: Tehri-Garhwal, Deolsari, 1964, U. C. Bhattacharyya 33 644; Himalayan, Herb. R. Strachey et J. E. Winterbottom; coll. n. s. n. *I. schlechteri* Engl.: Plantae Austro-Africanae, 1887, R. Schlechter 11 525 (BM). *I. victoria*: Rhodesia, 1909, C. F. H. Monzo s. n. (BM). *I. junodii* Schinz: Transvaal, R. Schlechter 3759.

Примечание. Значительные различия между изученными видами рода *Iphigenia* по морфологии пыльцевых зерен указывают на необходимость изучения этого рода в полном объеме и в первую очередь уточнения его систематики.

Род включает 9—12 видов, распространенных в Южной и тропической Африке, на о. Мадагаскар, в Индии, Южном Китае, Таиланде, на Филиппинах, Новой Гвинее и на о. Южном Новой Зеландии (Moore, Edgar, 1970; Ansari, Rao, 1979).

12. Род *Camptorrhiza* J. Hutch. (табл. IV, *12*; V, *6*, *8*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, 23.0—26.8×38.4—42.2×21.1—24.8 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной 1.5 мкм в центре и значительно расширяется к концам. Концы борозд закругленные (табл. V, *6*). Край борозды неровный. Экзина толщиной 2.0 мкм, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Стенки ячей сплошные, извилистые, толщиной 0.4—0.5 мкм (табл. IV, *12*). Эктэкзина столбиковая, тектатная; столбики короткие (0.6 мкм) по высоте равны толщине подстилающего слоя.

Исследованные образцы. *C. strumosa* Baker: Transvaal, Willow Park, 1959, R. Stey 879 (PRE); 26 ml of Windholk, 1959, W. Giess, D. V. Vunzen 951 (PRE); Transvaal, 1954, coll. n. 4123 (PRE).

Род состоит из 4 видов, произрастающих в Южной Африке, а именно: в Намибии, Ботсване, Зимбабве и Мозамбике.

Примечание. По данным A. Obermeyer (1960—1961), виды *Iphigenia schlechteri*, *I. yunodii*, *V. victoria* следует рассматривать как синонимы вида *Camptorrhiza strumosa*. Изученные нами образцы *C. strumosa* отличаются по морфологии пыльцы как от *I. indica*, являющегося типовым видом рода *Iphigenia*, так и от других изученных видов этого рода.

13. Род *Ornithoglossum* Salisb. (табл. V, *7*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, 24.9—30.7×46.0—49.9×28.8—36.4 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины (6.0—8.0 мкм) по всей длине, с закругленными концами. Край борозды рваный. Экзина толщиной 2.0 мкм, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи округлые; стенки ячей простые, толщиной 0.4—0.5 мкм. Дно ячей бугорчатое, бугорки размером 0.2 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Столбики с шаровидной крупной головкой, находятся на значительном расстоянии друг от друга. Мембрана борозды бугорчатая.

Исследованные образцы. *O. parviflorum* B. Nord.: Austro-Africa, Greet Buschmanland, 1898, M. Schlechter s. n. *O. undulatum* Sweet: Oranje, 1886, J. Steingröver s. n.

Изученные виды очень близки по морфологии пыльцы.

В роде насчитывается 8 видов, произрастающих в засушливых областях Южной, Юго-Западной и тропической Африки (Nordenstam, 1982).

14. Род *Baeometra* Salisb.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические, среднего размера, 19.2—21.1×34.5—38.4×23.0—24.9 мкм. Борозда длинная, одной ширины (2.0 мкм) по всей длине, с закругленными концами. Край борозды неровный. Экзина толщиной 2.0 мкм, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.3—0.4 мкм. Мембрана борозды бугорчатая.

Исследованные образцы. *B. columellaris* Salisb.: Zeyher, 1847, Drege 4301; Cape Peninsula, 1895, A. H. Wolley Dod 540 (BM); Cape Peninsula, Bishopscount, 1951, T. M. Salter 9294 (BM).

Монотипный род, эндемичный для Капской области.

15. Род *Hexacyrtis* Dinter

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, 19.2—23.0×28.8—32.6×21.1—23.0 мкм. Борозда длинная, нередко концы ее заходят на противоположную сторону, узкая (1.5 мкм). У отдельных пыльцевых зерен борозда в центре прерывается и апертуры имеют вид двух коротких бороздок, располагающихся на месте одной, по всей вероятности, дистальной борозды. Экзина толщиной 1.1 мкм; эктэкзина тектатная, столбиковая. Скульптура струйчатая. Струйки 1-рядные, длиной до 2.0 мкм, шириной 0.3 мкм. Между струйками находятся округлые ячеи диаметром 0.2 мкм.

Исследованные образцы. *H. dickiana* Dinter: N of Kuiseb River Gobabed, Schulze 163 (K).

Монотипный южноамериканский род (Dinter, 1932).

Триба *Glorioseae*

16. Род *Gloriosa* L. (табл. V, *9—11*; VI, *1*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные или продолговато-эллипсоидальные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, от 15.3—19.2×32.6—38.4×17.2—21.1 мкм (*G. superba*, *G. virescens*) до 24.9—26.8×46.0—49.9×26.8—30.7 мкм (*G. abyssinica*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной от 2.0 мкм (*G. virescens*, *G. simplex*) до 4.0—8.0 мкм (*G. abyssinica*), с закругленными концами. Край борозды рваный (табл. V, *9*). Экзина толщиной 2.0 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Скульптура струйчатая (табл. VI, *1*). Струи 1-рядные, толщиной от 0.3—0.4 мкм (*G. virescens*) до 0.4—0.8 мкм (*G. abyssinica*). Между струйками располагаются округлые, глубокие ячеи, диаметром от 0.3—0.4 мкм (*G. virescens*) до 0.6—1.0 мкм (*G. abyssinica*). Мембрана борозды бугорчатая.

Изученные виды рода *Gloriosa* различаются по размерам пыльцевых зерен, борозд и элементов скульптуры экзины.

Исследованные образцы. *G. abyssinica* Rich.: Kurbatsch, 1848, L. Cicukowski 368; Abyssinia, 1853, M. W. Schimper 346; Abyssinia, 1840, M. W. Schimper 1437. *G. simplex* D. Don.: Zambezi, Rovuma Bay, 1861, J. Kirk s. n. *G. superba* L.: Цейлон, 1908, А. Михельсон. *G. virescens* Lindl.: Sansibar, 1874, J. M. Hildebrandt 1051.

В роде насчитывается 5 видов, очень близких по морфологическим признакам и распространенных в тропической и Южной Африке и тропической Азии.

17. Род *Littonia* Hook. (табл. VI, *2*, *3*, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, от 15.3—19.2×32.6—36.4×17.2—21.1 мкм (*L. littonioides*) до 19.2—23.0×36.4—42.2×21.1—26.8 мкм (остальные виды). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, шириной от 2.0—3.0 мкм (*L. littonioides*) до 6.0 мкм (*L. minor*), с закругленными концами. Край борозды рваный (табл. VI, *5*). Экзина толщиной 1.7—2.0 мкм; мелкосетчатая (*L. modesta* — табл. VI, *3*), сетчато-струйчатая (*L. lindenii*, *L. littonioides*) и струйчатая (*L. minor* — табл. VI, *2*). Ячеи равномерно распределены по всей поверхности. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4 мкм, 1-рядные. Струи толщиной 0.4 мкм, между ними округлые, глубокие ячеи размером 0.4 мкм. В центре проксимальной стороны струи располагаются вдоль пыльцевого зерна, уменьшается длина струй и меняется их ориентация по направлению к краям борозды. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Мембрана борозды неравнобугорчатая, по краю крупнобугорчатая; бугорки образованы фрагментами эктэкзины.

Виды рода *Littonia* различаются главным образом по рисунку поверхности экзины и ширине борозды.

Исследованные образцы. *L. lindenii* Baker: Tanganjica, prov. Lake, A. Ferguhar 30 (BM). *L. littonioides* K. Krause: N. Rodesia, distr. Mwinilunga, 1937—1938, E. Milne-Radheu 3199 (BM); Angola, 1854, coll. n. 1747 (BM). *L. minor* Deflers: Arabia, 1 ml W of Mukalla, 1959, O. Tufnell I (BM). *L. modesta* Hook.: Transvaal, distr. Lydenbury, 1888, F. Wilms s. n. (BM); Transvaal, J. B. Davy 2930 (BM); Natal Colony, distr. Alexandra, 1911, H. Rudates 1531 (BM).

Род включает 8 видов, произрастающих в тропической и Южной Африке и на Аравийском п-ове.

18. Род *Sandersonia* Hook. (табл. VI, *4*, *7*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, лодочковидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, среднего размера, 19.2—21.1×30.7—32.6×19.2—21.1 мкм. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, очень узкая (табл. VI, *7*). Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Дно ячей не выявляется. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.3—0.4 мкм. Эктэкзина столбиковая, тектатная.

Исследованный образец. *S. aurantica* Hook.: Natal, 1883, J. Medley 157 (K).

Монотипный эндемичный южноафриканский род, произрастающий в Трансваале и Натале до востока Капской провинции и в Свазиленде.

Примечание. Пыльцевые зерна рода *Sandersonia* наиболее близки к отдельным видам рода *Littonia*, также имеющим мелкосетчатую экзину, и отличаются как от пыльцевых зерен видов рода *Littonia*, так и от пыльцевых зерен рода *Gloriosa* более узкими бороздами и меньшими размерами.

Триба *Colchiceae*

19. Род *Colchicum* L. (табл. VI, *8*)

Пыльцевые зерна 2-поровые (большинство видов) или 4—многопоровые (*C. biebersteinii*), овально-продолговатые, в случае многопоровых — сфероидальные; крупные, размером от 30.7—34.5×51.8—55.6×30.7—34.5 мкм (*C. fominii*) до 42.2—46.0×65.2—71.0×44.1—46.0 мкм (*C. turcicum*) или диаметром 76.8—82.5 мкм, или среднего размера, 34.5—38.4×44.1—48.0×34.5—38.4 мкм (*C. umbrosum*, *C. dorfleri*). Поры располагаются на концах пыльцевых зерен (у 2-поровых), по экватору или несколько пор на одной, по всей вероятности, дистальной стороне (*C. biebersteinii*), размером от 4.0 до 20.0 мкм. Край апертур рваный. Диаметр пор сильно варьирует у пыльцевых зерен одного и того же вида. Экзина толщиной 1.5—2.0 мкм, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи почти округлые. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.3—0.4 мкм. У пыльцевых зерен *A. autumnale* дно ячей бугорчатое, бугорки размером 0.2 мкм; у остальных видов — не выявляется. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Мембрана пор бугорчатая, бугорки располагаются на фоне гладкой поверхности и представляют собой фрагменты эктэкзины.

Изученные виды рода *Colchicum* различаются по числу пор, их расположению, толщине экзины, размерам пыльцевых зерен и пор.

Исследованные образцы. *C. autumnale* L.: Карпаты, Ужокский перевал, 1960, З. Т. Артюшенко s. n., культ. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. *C. biebersteinii* Rouy: окр. г. Одессы, 1970, Н. Срединский 79; г. Керчь, 1908, Клопаров s. n. *C. dorfleri* Hal.: Macedonia, 1926, Rudsky s. n. *C. fominii* Bordzil: окр. г. Кишинева, Рышановка, 1978, Н. Н. Цвелев s. n. *C. laetum* Stev.: Ленинградская обл., с. Киселевка, 1950, Ф. Я. Левина s. n. *C. turcicum* Janka: Flora thracica, Haskovo, 1906, Adamovic s. n. *C. umbrosum* Stev.: Крым, 15 км от Судака, Суук-Су, 1939, А. И. Пояркова 158; Крым, Никитская яйла, 1968, Ю. Л. Меницкий s. n.

В роде около 45 (или несколько более) видов, произрастающих в районах Средиземноморья, Европы (кроме северных районов), Западной, Средней и Центральной Азии, Гималаях и Тибете.

20. Род *Merendera* Ramond (табл. VI, *10*)

Пыльцевые зерна 2-поровые (большинство видов) или 4—многопоровые (*M. persica*), овально-продолговатые, крупные (большинство видов), размером 32.6—38.4×46.0—53.7×32.6—40.3 мкм, или среднего размера, 26.8—32.6××40.3—44.1×26.8—32.6 мкм (*M. persica*). Поры, как правило, располагаются на концах пыльцевого зерна или несколько смещены на дистальную сторону, диаметром 10.0—14.0 мкм, с очень неровным краем. У пыльцевых зерен *M. persica* (табл. VI, *10*) число пор большее, они располагаются на поверхности без определенной закономерности и меньшего размера (8.0 мкм). Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4 мкм. Дно ячей гладкое, бугорчатое или не выявляется. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Мембрана пор бугорчатая, бугорки неправильной формы располагаются неравномерно на фоне гладкой поверхности и представляют собой фрагменты эктэкзины.

Изученные виды рода *Merendera* различаются по числу и расположению пор и — менее значительно — по размеру пыльцевых зерен.

Исследованные образцы. *M. filifolia* Camb.: Алжир, 3 км от Challala, В. П. Бочанцев 241. *M. persica* Boiss.: Persia, ad Hassanabad ed Aliabad, 1892, J. Bornmuller 4724. *M. raddeana* Regel: Paphlagonia, wilajet Kastambuli, Sintenis, 1892, coll. n. 4081; Darabaghet, 1935, A. Fedorov 18278 (ERE). *M. rhodopea* Velen.: Болгария, окр. г. Пловдива, 1966, З. Т. Артюшенко s. n. *M. trigyna* Woronow: Арм. ССР, Азизбековский р-н, с. Гергер, ущелье Мергадзор, 1933, В. Манакян s. n.

Около 15 видов этого рода распространены в Средиземноморской и Ирано-Туранской флористической областях.

21. Род *Bulbocodium* L. (табл. VI, *9*)

Пыльцевые зерна, как правило, 2-поровые, овально-продолговатой формы, среднего размера, 26.8—28.8×46.0—69.9×26.8—28.8 мкм. Поры располагаются на концах пыльцевого зерна, диаметром 5.0—8.0 мкм, с неровным краем. Экзина толщиной 1.5 мкм, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм, дно ячей не выявляется. Эктэкзина столбиковая, тектатная. Мембрана пор бугорчатая, бугорки представляют собой фрагменты эктэкзины (табл. VI, *9*).

Примечание. На отдельных пыльцевых зернах *B. vernum* обнаружены 3—4 поры, расположенные цепочкой на дистальной стороне, или 1 борозда.

Исследованные образцы. *B. vernum* L.: Тамбовская обл., Мичуринский р-н, 1967, Бухало s. n.; Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, культ. *B. versicolor* Spreng.: Тамбовская обл., Липецкий р-н, д. Петровка, 1927, О. Семенов-Тян-Шанский 240; Саратов, за мужским монастырем, 1911, Д. Янишевский s. n.

Виды рода *Bulbocodium* очень близки по морфологии пыльцы.

Род монотипный или олиготипный, его представители распространены в Средиземноморье и Европе (исключая северные районы).

22. Род *Androcymbium* Willd. (табл. VI, *11—13*)

Пыльцевые зерна 2-поровые (большинство видов) или 1-бороздные продолговато-эллипсоидальной формы; среднего размера, от 13.4—17.2×21.1—24.9××13.4—17.2 мкм (*A. striatum*, *A. leucanthum*, *A. ciliatum*, *A. bellum*) до 21.1—26.8×34.5—38.4×21.1—26.8 мкм (*A. gramineum*, *A. lorentii*, *A. palaestinum*), или мелкие, 11.5—13.4×17.2—19.2×11.5—15.3 мкм (*A. scabromarginatum*). Поры (2) располагаются на концах пыльцевого зерна (табл. VI, *11*). У пыльцевых зерен *A. ciliatum* и *A. scabromarginatum* выявлено 3 поры, 2 из которых находятся на концах пыльцевого зерна, а третья, несколько меньшего размера, между ними, по всей вероятности, в центре дистальной поверхности. Поры некрупные, диаметром от 2.0—3.0 мкм (*A. scabro-marginatum*) до 6.0—8.0 мкм (*A. palaestinum*). Пыльцевые зерна *A. leucanthum* являются 1-бороздными (табл. VI, *12*). Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая. Экзина толщиной 1.0—1.5 мкм, мелкосетчатая. Эктэкзина столбиковая, тектатная. У поровых пыльцевых зерен размер ячей уменьшается по направлению к краям борозд. Ячеи округлые, стенки ячей сплошные, толщиной 0.4—0.5 мкм, дно ячей не выявляется. Мембрана апертур бугорчатая, бугорки представляют собой фрагменты эктэкзины.

Исследованные образцы. *A. bellum* Schlechter et Krause: Little Buschmannland, 1898, M. Schlechter s. n. *A. cilialatum* Schlechter et Krause: Plantae Austro-Africanae, 1896, Schlechter 8409. *A. gramineum* (Cev.) Mc Bride: Алжир, между городами Biskra и Touggourt, 1965, В. П. Бочанцев 6. *A. leucanthum* Willd.: Zeyher, Caput Bonae Spei, 1847, Drege 2709. *A. lorenti* Hochst.: Trop. Africa borealis, Lorent s. n. *A. melanthioides* Willd.: Zeyher, Caput Bonae Spei, 1847, Drege 1712. *A. palaestinum* Baker: Reg. Monacensi, 1861. *A. scabromarginatum* Schlechter et Krause: Plantae Austro-Africanae, 1897, Schlechter 11 188. *A. striatum* Hochst.: Abyssinia, 1853, M. W. Schimper 323.

Род включает около 35 видов, распространенных главным образом в Южной и Восточной тропической Африке; 3—4 вида встречаются в Макаронезии и Средиземноморье. В Европе произрастает лишь 1 вид *A. europeum* C. Richt (Krause, 1921; Roessler, 1974).

Обсуждение результатов

Триба *Chionographideae*, представленная двумя родами — *Chionographis* и *Chamaelirium*, — очень естественна по признакам палиноморфологии. Роды *Chionographis* и *Chamaelirium* обладают уникальным не только для сем. *Melanthiaceae*, но и, по-видимому, для всего пор. *Liliales* типом апертур и строением спородермы. Незначительные различия между этими родами проявляются в размере пыльцевых зерен и апертур и деталях структуры экзины.

Пыльцевые зерна родов *Chionographis* и *Chamaelirium* мелкие, как правило, сфероидальные (диаметром 17.2—21.1 мкм у *Chionographis* и несколько крупнее у *Chamaelirium*), поровые. Причем число и расположение пор (в отдельных случаях выявлены 1-бороздные пыльцевые зерна) у пыльцевых зерен этих родов варьирует. Своеобразие структуры экзины обусловлено отсутствием покрова; эктэкзина интектатная, представленная цилиндрическими, расположенными на значительном расстоянии друг от друга столбиками с шаровидной головкой. У пыльцевых зерен представителей рода *Chionographis* на головках столбиков находятся хорошо выраженные шипики (1—4), у пыльцевых зерен рода *Chamaelirium* элементы структуры экзины крупнее и шипики на головках столбиков отсутствуют.

Своеобразие строения пыльцевых зерен родов трибы *Chionographideae* сочетается с особенностями морфологии их цветков. Цветки родов *Chionographis* и *Chamaelirium* являются наиболее специализированными в сем. *Melanthiaceae*. Специализация проявляется главным образом в двух направлениях: появление наряду с обоеполыми цветками однополых и иногда только мужских в роде *Chionographis* или только однополых в роде *Chamaelirium* и наличие зигоморфных цветков у рода *Chionographis*.

Триба *Uvularieae* является гетерогенной по строению пыльцевых зерен. Типовой род *Uvularia* отличается от остальных родов трибы непостоянным числом борозд и их строением, а также скульптурой экзины, которая у *U. grandiflora* и *U. sessilifolia* ямчато-шипиковая, а у *U. perfoliata* ямчато-бугорчатая. В роде *Uvularia* наряду с 1-бороздными, лодочковидными (*U. grandiflora* и *U. perfoliata*) обнаружены дистально-2-бороздные пыльцевые зерна. Дистальное положение борозд у пыльцевых зерен *U. grandiflora* было установлено L. Geitler, (1935) при изучении митоза в микроспорах. Для пыльцевых зерен *U. sessilifolia* характерно наличие широкоэллипсоидальных пыльцевых зерен с длинной, далеко заходящей своими концами на проксимальную сторону бороздой либо сфероидальные несколько меньшего размера пыльцевые зерна этого вида имеют спиралевидную апертуру с очень неровным краем. У остальных родов трибы *Uvularieae* (*Kreysigia*, *Schelhammera* и *Burchardia*) отмечены только 1-бороздные пыльцевые зерна, различающиеся по рисунку поверхности экзины при общей ее тектатной структуре. Наиболее близки по комплексу палиноморфологических признаков виды *Kreysigia multiflora* и *Schelhammera undulata*. Пыльцевые зерна рода *Burchardia* мельче пыльцевых зерен родов *Kreysigia* и *Schelhammera* и имеют типично сетчатую экзину с простыми и сплошными стенками ячей.

Морфология пыльцы подтверждает необходимость выделения родов *Tricyrtis* и *Scoliopus* в самостоятельные трибы. Наличие очень широкой борозды с рваным краем и крупнобугорчатой скульптурой мембраны является общим признаком для родов *Tricyrtis* и *Scoliopus*. Однако по рисунку поверхности экзины эти роды значительно отличаются друг от друга.

Роды, объединенные в трибе *Anguillarieae*, сходны по типу апертур (1-бороздные), структуре экзины (тектатная) и незначительно различаются между собой по деталям строения спородермы. Морфология пыльцы подтверждает необходимость включения рода *Anguillaria* R. Br. в род *Wurmbea* в качестве самостоятельного вида *W. dioica*.

Триба *Iphigenieae* гетерогенна по морфологии пыльцы. Наиболее значительные различия обнаружены внутри рода *Iphigenia*. Пыльцевые зерна изученных видов *Iphigenia* 1-бороздные, но скульптура и структура экзины являются видоспецифичными признаками. Пыльцевые зерна *I. indica* имеют шиповато-ямчатую скульптуру, в то время как у остальных изученных нами видов рода *Iphigenia* (*I. schlechteri*, *I. junodii*, *I. victoria*) скульптура экзины мелкосетчатая. Важным отличительным признаком пыльцевых зерен видов *I. junodii* и *I. victoria* является плохо выраженная или неоформленная борозда. Остальные роды трибы *Iphigenieae* (*Baeometra*, *Camptorrhiza*, *Ornithoglossum*, *Hexacyrtis*) проявляют определенное сходство между собой по структуре экзины и незначительно различаются по ее скульптуре. У пыльцевых зерен *Baeometra* и *Camptorrhiza* скульптура мелкосетчатая с очень извилистыми стенками ячей, у пыльцевых зерен *Ornithoglossum* ячеи крупнее и стенки ячей неизвилистые. Скульптура пыльцевых зерен *Hexacyrtis* струйчатая.

Роды трибы *Glorioseae* также все 1-бороздные, различаются по размеру борозд и скульптуре экзины. Наиболее рельефной является поверхность спородермы представителей рода *Gloriosa*, характеризующаяся 1-рядными струйками с крупными ячеями между ними. Пыльцевые зерна *Sandersonia* значительно меньше по размеру, имеют узкую щелевидную борозду и мелкосетчатую экзину, аналогичную экзине *Littonia modesta*. По рисунку поверхности пыльцевого зерна род *Littonia* занимает как бы промежуточное положение между родами *Gloriosa* и *Sandersonia*, сочетая в себе струйчатую (*L. minor*), сетчато-струйчатую (*L. lindenii* и *L. littonioides*) и мелкосетчатую (*L. modesta*) экзину. Общим признаком для пыльцевых зерен представителей родов *Gloriosa* и *Littonia* является строение борозды, а именно: ее форма, край и крупнобугорчатая мембрана.

Триба *Colchiceae* является очень однородной по морфологии пыльцы. Роды *Colchicum*, *Merendera*, *Bulbocodium*, *Androcymbium* имеют один план строения экзины (тектатная, мелкосетчатая) и отличаются от всех остальных родов сем. *Melanthiaceae* наличием, как правило, 2-поровых пыльцевых зерен. Палинологические данные подтверждают необходимость включения рода *Androcymbium* в трибу *Colchiceae*. Обнаруженные у вида *Androcymbium leucanthum* и в отдельных образцах вида *Bulbocodium vernum* 1-бороздные и у видов *Colchicum biebersteinii* и *Merendera persica* многопоровые пыльцевые зерна позволяют рассмотреть вопрос о местоположении пор на поверхности пыльцевого зерна. Известно (Романов, 1954), что при прорастании 1-бороздных пыльцевых зерен Однодольных местом выхода пыльцевой трубки является один из концов борозды. Поэтому можно предположить, что поры образовались на концах дистальной борозды.

ЛИТЕРАТУРА

Косенко В. Н. Морфология пыльцы *Tofieldieae*, *Narthecieae*, *Xerophylleae*, *Melanthieae* (*Melanthiaceae*). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 10, с. 1318—1330. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1948, сер. 1, вып. 7. 262 с. — *Куприянова Л. А.*, *Colchicum*, *Bulbocodium*. — В кн.: Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с. — *Романов И. Д.* Тетрадная пыльца у *Fritillaria eduardii* Rgl. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1954, т. 59, вып. 6, с. 61—70. — *Тахтаджян А. Л.* *Melanthiaceae*. — В кн.: Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 50—69. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Adamson R. S.*, *Salter T. M.* Flora of the Cape Peninsula. Cape Town. Johannesburg: Juta et Co., 1950. 889 p. — *Ansari M. Y. Y.*, *Rao R. S.* Two new species of the genus *Iphigenia* Kunth (*Liliaceae*) from W. Ghats (India). — Bul. Bot. Surv. India, 1979, vol. 20, N 1—4, p. 162—164. — *Black J. M.* Flora of South Australia. Monocotyledonae. Pt 1. Adelaide, 1943. 253 p. — *Bond P.*, *Goldblatt P.* Plants of the Cape Flora. — J. South. Afr. Bot., 1984, supl., vol. 13, p. 36—37. — *Coile C. N.* Flora of Elbert County, Georgia. — Castanea, 1981, vol. 46, N 3, p. 173—195. — *Cranwell L. M.* New Zealand pollen studies. The monocotyledons. — Bul. Auckland Inst. Mus., 1953, vol. 3, p. 1—91. — *Dahlgren R. M. T.*, *Clifford H. T.*, *Yeo P. F.* The families of the Monocotyledons. Berlin etc.: Springer, 1985. 520 p. — *Dinter V. K.* Diagnosen neuer südwestafrikanischer Pflanzen. — Feddes Rep., 1932, vol. 30, p. 84—85. — *Ewart A. J.* Flora of Victoria. Melbourne: Univ. Press, 1930, 1257. — *Flora* Coreana. T. 7. Phyongyang.: Ed. Sci. RPDC, 1976. 658 p. — *Geitler L.* Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkern der Angiospermen. — Planta, 1935, Bd 24, S. 361—386. — *Hara H.* A revision of the genus *Chionographis* (*Liliaceae*). — J. Jap. Bot., 1968, vol. 43, N 9, p. 257—267. — *Hitchcock C. L.*, *Cronquist A.*, *Ownbey M.* Vascular plants of the pacific Northwest. Pt 1. Vascular Cryptogams, Gymnosperms and Monocotyledons. Seattle, London: Univ. Washington Press, 1973. 914 p. — *Humbert H.* Flora de Madagascar et des Comores. Tananarive, 1938. 147 p. — *Ikuse M.* Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 279 p. — *Krause K.* Revision der Gattung *Androcymbium* Willd. — Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin, 1921, Bd 7, N 70, S. 512—526. — *Krause K. Liliaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1930, Bd 15a, S. 227—386. — *Mabberley D. J.* Generic names published in Salisbury's Reviews of Robert Brown's Works. — Taxon, 1980, vol. 29, N 5—6, p. 597—606. — *Macfarlane T. D.* A revision of *Wurmbea* (*Liliaceae*) in Australia. — Brunonia, 1980, N 3, p. 145—208. — *Marloth R.* The flora of South Africa. Monocotyledons. Vol. 4. Cape Town; London, 1915. 208 p. — *Moore L. B.*, *Edgar E.* Flora of New Zealand. Vol. 2. Wellington, 1970. 354 p. — *Munz P. A.*, *Keck D. D.* A California flora. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1959. 1681 p. — *Nair P. K. K.*, *Sharma M.* Pollen morphology of *Liliaceae.* — J. Palinol., 1965, N 1, p. 38—61. — *Nakamura J.* Diagnostic characters of the pollen grains of Japan. — Spec. Publ. Osaca Mus. Nat. Hist., 1980, vol. 12 (pt 2), 13 (pt 1). 90 p. — *Nordenstam B.* The genus *Wurmbea* in Africa except the Cape Region. — Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg, 1978, vol. 36, N 2, p. 211—233. — *Nordenstam B.* A monograph of the genus *Ornithoglossum* (*Liliaceae*). — Opera Bot., 1982, N 64, p. 1—51. — *Obermeyer A. A.* *Iphigenia* and *Camptorrhiza* in Southern Africa. — Kirkia, 1960—1961, vol. 1, p. 84—87. — *Radulescu D.* Recherches morpho-palynologiques sur la familie *Liliaceae.* — Acta Bot. Horti Buc., 1972—1973, p. 133—249. — *Rao A. N.*, *Lee Y. K.* Studies on Singapore pollen. — Pacific Sci., 1970, vol. 24, N 2, p. 255—268. — *Roessler H.* Die Gattung *Androcymbium* Willd. (*Lili-*

aceae) in Südwestafrica. — Mit. Bot. Staatssaml., 1974, Bd 2, S. 545—566. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie Liliifloren. II. *Colchicaceae.* — Wis. Ztschr. Friedrich.-Schiller Univ. Jena, Math.-Nat. R., 1975, Bd 24, N 4, S. 417—428. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. IV. *Melanthiaceae.* — Wis. Ztschr. Friedrich.-Schiller Univ. Jena, Math.-Nat. R., 1982, Bd 31, N 2, S. 309—330. — *Shimakura M.* Palynomorphs of Japanese plants. — Spec. Publ. Osaca Mus. Nat. Hist., 1973, vol. 5. 60 p. — *Thiselton-Dyer W. T.* Flora Capensis (Cape Colony, Caffraria, port Natal). Vol. 6. London. 1896—1897. 563 p. — *Wang Fa-tauan*, *Tang Tsin.* Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Monocotyledonae. *Liliaceae* (1). Vol. 14. 1980. 308 p. — *Wilbur R. L.* A revision of the North American genus *Uvularia* (*Liliaceae*). — Rhodora, 1963, vol. 65, N 762, p. 158—188. — *Willis J. C.* A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed. Cambridge, 1973. 1245 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 III 1987.

SUMMARY

Pollen of 60 species from 22 genera belonging to the *Melanthiaceae* family have been examined by light and scanning electron microscopes. There does not always exist a close correlation between the taxonomical and palinological data. The tribes *Chionographideae*, *Anguillarieae* and *Colchiceae* are homogenous as far as the pollen morphology is concerned. The most heterogenous in the pollen grain surface and ektexine structure are the tribe *Uvularieae* and the genus *Iphigenia.* The pollen of the genus *Uvularia* differs from that in other genera *Uvularieae* (*Kreysigia*, *Schelhammera*, *Burchardia*) studied; it is one to two sulcate, foveolate-spinulate, tectate. The pollen of the typical species *Iphigenia indica* shows the spinosa-foveolate sculpture whereas the other species of *Iphigenia* and genera *Baeometra*, *Camptorrhiza*, *Ornithoglossum*, *Hexacyrtis* have the pollen grains with the reticulate sculpture and *Hexacyrtis* with the striate sculpture. The pollen grains of the genera *Chionographis* and *Chamaelirium* are mostly specialized, they are 1, 2, 4—porate, intectate, tuberculate-spinulate. Pollen grains of the tribe *Colchiceae* are two-porate with the microreticulate sculpture. The genera *Tricyrtis* and *Scoliopus* have pollen with similar size of the furrow and macroreticulate membrane sculpture, but they differ sufficiently in the exine surface. The genus *Sandersonia* of the tribe *Glorioseae* differs from the genus *Gloriosa* and from the most of the species *Littonia* in that its pollen grains are smaller and have narrow furrow and microreticulate sculpture. The pollen of the genera *Gloriosa* and *Littonia minor* is striate, tectate.

УДК 005 : 58 : 006.01 (252.62)

А. Е. Катенин

КЛАССИФИКАЦИЯ НЕОДНОРОДНЫХ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ЕДИНИЦ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА ПРИМЕРЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ

A. E. KATENIN. CLASSIFICATION OF THE HETEROGENEOUS TERRITORIAL UNITS OF VEGETATION COVER WITH SPECIAL REFERENCE TO THE TUNDRA ZONE VEGETATION

Рассматривается вопрос о классификации естественно выделяющихся частей растительного покрова (РП) — территориальных единиц (ТЕ), которые могут быть однородными (микрогруппировки, однородные фитоценозы) и неоднородными (комбинации). Установлено, что описанные в литературе типы комбинаций (комплексы, микропоясные экологические ряды, серии растительных сообществ и сочетания) были выделены на основании разных совокупностей признаков. Предложено использовать для классификации неоднородных ТЕ одну группу признаков — особенности их неоднородности: принадлежность компонентов комбинации к одному абстрактному экологическому и (или) сукцессионному ряду или к разным рядам; размещение компонентов в пределах комбинации в той же последовательности, как и в соответствующем абстрактном ряду или иначе; периодическое повторение в пределах комбинации компонентов одного типа или отсутствие такого повторения. В соответствии с этими особенностями неоднородности для РП тундровой зоны установлено 5 структурных типов комбинаций (катены, тесселляты, пертурбаты, альтернаты и конфузионы). Рассмотрено образование комбинаций различных типов структуры в тундровой зоне под действием экотопогенных (литогенной и геоморфогенной) и фитогенных (биостратегической и фитоэкологической) причин расчленения РП.

Изучение структуры растительного покрова (РП) имеет большое научное и практическое значение. Территориальные единицы (ТЕ) разной структуры применяются в качестве картируемых единиц на крупномасштабных картах в тех случаях, когда РП расчленен на участки, не картируемые в определенном масштабе. Особенности сложения РП используются для характеристики единиц геоботанического районирования. Характер неоднородности РП указывает на особенности среды и помогает наметить пути рационального использования территории.

Успешному анализу строения РП мешает отсутствие у геоботаников общей концепции его структуры и единообразного понимания ТЕ, различных по строению, степени сложности и размерам. Упоминаемые в литературе типы комбинаций описаны различными исследователями в разное время на примерах из различных зон и на основании совокупностей разных признаков, что мешает выявлению их основных свойств и созданию единой абстрактной системы ТЕ.

В статье изложены взгляды, сформировавшиеся в процессе работ по крупномасштабному картированию растительности тундровой зоны (Катенин, 1972, 1974, 1981, 1984) и на основании знакомства с литературой по геоботанике, в том числе по картографированию растительности (Димо, Келлер, 1907; Алехин, 1923—1924; Дохман, 1936, 1959; Ярошенко, 1950; Карамышева, Рачковская, 1968; Сочава, 1968, 1979; Мазинг, 1969; Александрова, 1969; Грибова, Исаченко, 1972, и др.).

При картировании растительности ключевых участков на Чукотском п-ове перед полевыми работами на основе фотоснимков и в их масштабе составлялась предварительная карта. На ней из-за наличия своеобразных узоров размещения контуров проявлялась их естественная сгруппированность. В полевой период внутренняя структура этих контуров выявлялась вплоть до фитоценозов, устанавливались их типы строения и уровни сложности. При подготовке карты к печати контуры объединялись в соответствии с их естественной группировкой, отмеченной на предварительном ее варианте. На генерализованной карте снова обнаруживалась естественная сгруппированность многих контуров в еще более крупные единства. Таким образом, структура РП одного участка выявлялась нами при нескольких масштабах изучения.

Опыт картирования растительности тундровой зоны показал, что при любом масштабе изучения наблюдается естественное объединение участков РП в более крупные, что число типов сложения таких участков ограничено и эти типы одинаковы для разных масштабов исследования. Это убедило меня в возможности создания единой системы, которая состоит из ТЕ разных уровней сложности, относящихся к небольшому количеству структурных типов, одинаковых для различных уровней.

Во взглядах на структуру РП я исхожу из того, что РП Земли слагается из элементарных фитоценотически однородных участков (ЭОУ), каковыми в природе являются микрогруппировки в понимании П. Д. Ярошенко (1950). ЭОУ объединяются с соседними в более сложные и крупные участки на основании приуроченности их к единым в ландшафтном отношении территориям. Повторяя последовательно такое объединение, можно дойти до растительного покрова земного шара. Все эти участки, от элементарного однородного до максимально сложного и большого, являются территориальными единицами.

Территориальные единицы РП могут быть однородными и неоднородными. Последние характеризуются своеобразным набором других ТЕ, выступающих в качестве их компонентов. Конкретная ТЕ выделяется из РП в связи с одинаковым составом и строением [1] растительности на ее площади, обусловленными главным образом спецификой среды на ней, а границы ТЕ в большинстве случаев определяются границами экологически специфичного участка, к которому приурочена эта ТЕ. Все ТЕ входят в качестве компонентов в ТЕ более высоких уровней сложности и, за исключением однородных, состоят из ТЕ более низких уровней сложности. Компоненты одной ТЕ связаны друг с другом общими причинами ее расчленения и выделения из РП.

Следовательно, ТЕ растительного покрова — это его участок, выделяющийся под воздействием специфической причины и имеющий на всей своей площади сходный состав компонентов и один тип горизонтальной структуры, определенные единой, но уже другой причиной ее расчленения.

ТЕ составляют особую систему, намеченную П. Д. Ярошенко (1950), В. В. Мазингом (1965), В. Б. Сочавой (1968) и описанную В. Д. Александровой (1969). Сочава (1968) разделил все ТЕ на 3 порядка размерности — топологический, региональный и планетарный.

По моим представлениям, система ТЕ состоит из большого числа членов различной сложности и размеров: от наименьшей и однородной — микрогруппировки, до максимально большой и сложной — растительного покрова земного шара. Я не подразделяю неоднородность РП на внутри- и надфитоценотическую. Это отражается и на моих взглядах на систему ТЕ в целом, на уровни сложности и порядки размерности ТЕ, входящих в систему, а также на структурные типы ТЕ и причины расчленения РП. Фитоценоз, будучи ТЕ, по моему мнению, не занимает особого места в системе ТЕ и даже не соответствует какому-либо одному уровню сложности в ней. Фитоценоз, состоящий из микрогруппировок одного типа, является однородной ТЕ и относится к нулевому уровню сложности, в то время как фитоценоз, состоящий из микрогруппировок разного типа, является неоднородной ТЕ (комбинацией) первого уровня сложности системы ТЕ.

---

[1] Под строением (сложением, структурой) РП и ТЕ я имею в виду фитоценотическую горизонтальную их структуру, т. е. особенности сложения их из участков — территориальных единиц, являющихся фитоценозами или объединениями фитоценозов, или частями фитоценозов — ЭОУ.

Растительный покров расчленяется под воздействием ряда причин (Корчагин, 1976). Наиболее часто причиной расчленения РП является первичная неоднородность среды, и большинство случаев неоднородности РП относится к экотопогенной неоднородности, которую можно подразделить на литогенную и геоморфогенную.

При расчленении РП из-за неравномерного размещения растений в условиях первично-однородной среды формируется фитогенная неоднородность. К ней относится неоднородность, порожденная теми особенностями биологии растений, которые определяют различные способы захвата новых территорий и изменение размещения растений в связи с разрастанием или отмиранием особей. Такую неоднородность РП я называю биостратегической. Другая форма фитогенной неоднородности, называемая фитоэкологической, близка к экотопогенной. Она возникает из-за неодинакового изменения растениями первоначально однородной среды за пределами их куртин и проекций крон.

В данной статье я ограничусь обоснованием структурных типов ТЕ, одинаковых для всех уровней сложности и порядков размерности системы ТЕ. Детальное описание структурных типов и рассмотрение самой системы предполагается сделать в последующих статьях.

В этой статье в качестве примеров я рассматриваю ТЕ первого уровня сложности, которые состоят из микрогруппировок разных типов, однородных фитоценозов и (или) их фрагментов.

В отечественной геоботанической литературе упоминается несколько типов ТЕ (форм комбинаций) — комплексы, микропоясные экологические ряды, серии растительных сообществ и сочетания.

В России явление комплексности было подмечено и описано почвоведом Н. А. Димо (для почв) и ботаником Б. А. Келлером (для растительности) в результате совместной работы в полупустыне (Димо, Келлер, 1907). С. А. Грибова и Т. И. Исаченко (1972: 185) так характеризуют комплекс: «Под комплексом понимается совокупность мозаично расположенных фитоценозов или их фрагментов, закономерно и многократно повторяющихся на генетически однородной территории».

К этому же классу явлений под названием «поясной комплекс» была отнесена совокупность фитоценозов, составляющих конкретный экологический ряд и расположенных в виде поперечных полос на склонах (Алехин, 1916, 1923—1924, 1931). Н. П. Гуричева (1964, 1965, 1972) детально изучила ТЕ этого типа в степной зоне и назвала их микропоясными экологическими рядами. Грибова и Исаченко (1972: 192) считают, что микропоясные экологические ряды — это «особый тип структуры растительного покрова, характеризующийся устойчивым для данных экологических условий поясным (или мозаично-поясным) расположением преимущественно сложившихся коренных растительных сообществ или их фрагментов».

З. В. Карамышева (1960, 1961) отнесла участки, на которых представлены различные стадии формирования РП, включая первоначальные, к категории ТЕ. Е. И. Рачковская (1964) именовала «серией растительных сообществ» комбинацию «сообществ, представляющих собой последовательные стадии развития растительности». Серию растительных сообществ обычно упоминают вместе со структурными типами ТЕ — комплексами и микропоясными рядами

(Рачковская, 1964; Исаченко, 1967, 1969; Грибова, Исаченко, 1972). Однако серия растительных сообществ выделена не на основании специфического узора размещения ее компонентов, хотя для нее наиболее характерно хаотичное расположение фрагментов растительных сообществ. Судя по литературе, структура этой формы комбинаций может быть различной. Причиной выделения этого типа ТЕ было то, что «весь этот набор сообществ составляет один или несколько серийных рядов, включающих группировки и фитоценозы от первоначальных стадий развития до вполне сформировавшихся климаксовых» (Грибова, Исаченко, 1972 : 190).

Б. А. Быков (1953: 345) определяет сочетания или комбинации как «совокупность чередующихся между собой фитоценозов, не связанных друг с другом ценотическими процессами, а приуроченных к сравнительно резко различающимся условиям внешней среды». Рачковская (1963) предложила отличать сочетания от комплексов на основании отсутствия между компонентами первых сукцессионной преемственности из-за приуроченности их к различным по генезису участкам. ТЕ, аналогичные сочетаниям, были названы Е. П. Коровиным (1934) «независимыми комплексами» или «комбинациями», а Л. Е. Родиным (1948) — «гетерогенными комплексами».

Набор фитоценозов, слагающих комбинации перечисленных выше типов, можно рассматривать и как совокупность представителей нескольких ассоциаций, и как совокупность членов одного или нескольких экологических рядов, и как ступени сукцессионных рядов. Принадлежность компонентов ТЕ к этим трем совокупностям (признаки состава) наряду с особенностями ее структуры являются свойствами или признаками всех ТЕ. Поэтому ТЕ можно группировать в соответствии с различными проявлениями любого из этих четырех признаков. Однако все формы комбинаций в одной классификационной системе должны выделяться на основании одного и того же признака или одной группы признаков. В отношении вышеупомянутых форм комбинаций этот принцип не был выдержан.

При определении комплекса как формы комбинаций акцент делается на признаках строения, а признаки состава, т. е. принадлежность их компонентов к сукцессионным и экологическим рядам, освещались лишь при их характеристике и типологии. Для серий растительных сообществ основным выбран признак принадлежности компонентов к одному сукцессионному ряду и допускаются различия в структуре. Обязательными для микропоясных рядов являются признак структуры — поясность — и один из признаков состава — принадлежность компонентов к одному экологическому ряду. Большинство исследователей, говоря о сочетаниях и аналогичных им ТЕ, не акцентируют внимания на структуре, а подчеркивают принадлежность их компонентов к разным экологическим и сукцессионным рядам.

Исходя из задачи изучения структуры РП я устанавливаю типы ТЕ на основании особенностей их строения, а особенности состава оставляю для подразделения ТЕ в пределах каждого структурного типа. Признаки строения ТЕ не являются чем-то случайным, они отражают условия среды и их динамику на конкретном участке. В отличие от особенностей состава многие признаки строения легко выявляются в природе и на аэрофотоснимках. Видимо, поэтому геоботаники и почвоведы (Фридланд, 1984) традиционно используют признаки строения для установления, разграничения и типологии ТЕ растительного и почвенного покровов.

Признаки структуры я подразделяю на внешние и внутренние. К внешним относятся: число типов компонентов и их повторяемость в пределах одной ТЕ, число компонентов, их форма и узор размещения. Внутренние признаки — однородность строения и неоднородность нескольких типов.

Участок РП является фитоценотически однородным, если наименьшие элементы его горизонтального расчленения (ЭОУ) относятся к одной единице их фитоценотической классификации, т. е. если их различия не выходят за пределы варьирования ее признаков. Однородными ТЕ, по моему мнению, являются микрогруппировки и фитоценозы, сложенные микрогруппировками одного типа. Все остальные ТЕ, не соответствующие этому условию, являются неоднородными и называются комбинациями.

Неоднородные ТЕ (комбинации) в соответствии с их внутренними признаками строения я объединяю в группы, которые образуют иерархическую систему групп-антагонистов (см. таблицу). На первом этапе комбинации делятся на 2 группы: ТЕ с согласованной и ТЕ с несогласованной неоднородностью. ТЕ первой группы подразделяются снова на 2 группы — с последовательной и непоследовательной неоднородностями. ТЕ с непоследовательной неоднородностью делятся на ТЕ с однотипной и неоднотипной неоднородностью. ТЕ с несогласованной неоднородностью тоже подразделяются на группы с однотипной и неоднотипной неоднородностью. Некоторым типам неоднородности соответствуют структурные типы ТЕ.

У ТЕ с согласованной неоднородностью все компоненты относятся к одному абстрактному экологическому и (или) сукцессионному ряду, а при несогласованной — к разным рядам.

При согласованной неоднородности все компоненты ТЕ могут размещаться так, что составят с соседними фрагмент конкретного ряда, единый для всей ТЕ и не повторяющийся на ее площади. Причем последовательность компонентов в ней будет такой же, как и в соответствующем абстрактном ряду. Эту неоднородность я называю последовательной, а ТЕ такой структуры — фитокатеной (от лат. catena — цепь).[2] Термин «катена» был предложен английским

Признаки строения и структурные типы территориальных единиц (ТЕ) растительного покрова

<table>
<tr><th>Однородные ТЕ</th><th colspan="5">Неоднородные ТЕ, комбинации</th></tr>
<tr><td rowspan="5">Микрогруппировки, однородные фитоценозы</td><td colspan="3">с согласованной неоднородностью (компоненты принадлежат к одному абстрактному экологическому и (или) сукцессионному ряду)</td><td colspan="2">с несогласованной неоднородностью (компоненты принадлежат к разным абстрактным рядам)</td></tr>
<tr><td rowspan="2">с последовательной неоднородностью (компоненты расположены в той же последовательности, как в соответствующем ряду)</td><td colspan="2">с непоследовательной неоднородностью (компоненты расположены не так, как в соответствующем абстрактном ряду)</td><td rowspan="2">с однотипной неоднородностью (компоненты одного типа периодически повторяются в пределах ТЕ)</td><td>с неоднотипной неоднородностью (компоненты расположены хаотично)</td></tr>
<tr><td rowspan="2">с однотипной неоднородностью (компоненты одного типа периодически повторяются в пределах ТЕ)</td><td rowspan="2">с неоднотипной неоднородностью (компоненты расположены хаотично)</td><td rowspan="3">5. Конфузионы</td></tr>
<tr><td rowspan="2">1. Катены</td><td rowspan="2">4. Альтернаты</td></tr>
<tr><td>2. Тесселляты</td><td>3. Пертурбаты</td></tr>
</table>

---

[2] Часть названий структурных типов ТЕ уже использовалась для обозначения ТЕ растительного и почвенного покровов, некоторые я предлагаю впервые. Подобрать новые термины мне помогли Н. Н. Забинкова и М. И. Кирпичников, за что приношу им глубокую благодарность.

почвоведом G. Milne (1935) для названия ТЕ почвенного покрова. Фитокатены в нашем понимании совпадают с поясными комплексами (Алехин, 1931) и микропоясными экологическими рядами (Гуричева, 1965).

При непоследовательной (квантованной) согласованной неоднородности компоненты комбинаций тоже принадлежат к одному абстрактному ряду, но расположены в ином порядке, чем в соответствующем абстрактном ряду, и не составляют с соседними компонентами фрагмент конкретного ряда.

Комбинации с такой неоднородностью могут быть однотипными и неоднотипными. В первом случае в пределах ТЕ возможно выделить небольшой участок, на котором присутствуют компоненты всех свойственных ей типов, с характерным для нее числовым их соотношением и со специфическим узором размещения, — так называемый модуль однотипности. Этот модуль повторяется многократно на площади ТЕ с однотипной неоднородностью. ТЕ такого строения я назвал тесселлятами (от лат. tessellatus — мозаичный). Тесселляты первого уровня сложности, состоящие из фитоценозов и их фрагментов, соответствуют комплексам. Термин «тесселлят» предлагается для обозначения ТЕ этого типа строения всех уровней сложности.

У комбинаций с согласованной неоднотипной неоднородностью нельзя выделить модуль однотипности, компоненты разных типов размещены в них беспорядочно, в разных сочетаниях друг с другом, повторяясь в одной части ТЕ реже, чем в другой, а компоненты одного типа имеют непостоянные форму и размеры. Такие комбинации относятся к структурному типу, названному мной пертурбатом (от лат. perturbatus — беспорядочный). К пертурбатам можно отнести большую часть комбинаций, называемых в литературе сериями растительных сообществ.

ТЕ с несогласованной неоднородностью подразделены мной на 2 структурных типа: альтернаты (от лат. alternus — чередующийся) с однотипной неоднородностью и конфузионы (от лат. confusus — беспорядочный) с неоднотипной неоднородностью. По моему мнению, альтернатам соответствуют сочетания с однотипной, а конфузионам — с неоднотипной неоднородностью.

Таким образом, все комбинации в отношении структуры я подразделяю на 2 группы — с согласованными и несогласованными компонентами. В первой группе особняком стоят катены с последовательным размещением компонентов в пределах конкретной комбинации. Два других типа этой группы — тесселляты и пертурбаты — являются как бы двойниками типов из группы с несогласованной неоднородностью — альтернатов и конфузионов: тесселляты и альтернаты характеризуются однотипной, пертурбаты и конфузионы — неоднотипной неоднородностью. Но такое сходство лишь внешнее, по внутренней сущности эти типы различны. Все компоненты тесселлятов и пертурбатов относятся к одному экологическому и (или) сукцессионному ряду, а компоненты альтернатов и конфузионов не связаны экологически и сукцессионно друг с другом — они просто сосуществуют на территории, являющейся единством на более высоком уровне, например приурочены к одной форме мезорельефа.

В тесселлятах и альтернатах компоненты могут располагаться так, что свойственная им однотипность проявляется при пересечении их площади в любых направлениях (как на шахматной доске). Такую однотипность я предлагаю называть изоморфной. Однотипность другого варианта этих комбинаций вскрывается при пересечении их участка только в одном направлении, а при пересечении их в направлении, перпендикулярном первому, они воспринимаются как однородные. Такая однотипность, называемая мной анизоморфной, по узору аналогична полосатой ткани с параллельными и чередующимися полосами двух цветов. В направлении, перпендикулярном полосам, вскрывается однотипность строения комбинации; это направление я называю осью однотипности. В направлении, перпендикулярном первому, мы перемещаемся все время по одному из компонентов; такое направление я называю осью однородности.

Особенности строения ТЕ согласуются с причинами естественного выделения их из РП и расчленения на компоненты. Необходимо подчеркнуть, что нет особых причин, ответственных только за расчленение ТЕ на компоненты и только за выделение ТЕ из РП, а есть общие причины расчленения РП. Однако причины выделения конкретной ТЕ из РП и расчленения ее на компоненты различны.

На примерах ТЕ первого уровня сложности покажем, как эти причины приводят к образованию комбинаций разных типов структуры. Начнем с литологических причин, потом на литологически однородных участках с выраженным на них рельефом рассмотрим действие геоморфологических причин, а затем на литологически и геоморфологически однородных участках разберем примеры фитогенной неоднородности РП.

Литогенная неоднородность среды является первичной, но не самой распространенной причиной неоднородности РП. В большинстве случаев неоднородность литологии сопровождается возникшей на ее основе неоднородностью рельефа.

Литогенная неоднородность среды порождает только несогласованную неоднородность РП, представленную альтернатами и конфузионами, так как на субстратах с различными физическими и химическими свойствами формируются фитоценозы, относящиеся к разным экологическим и (или) сукцессионным рядам. Литогенная неоднородность РП, по-видимому, редко бывает однотипной с ТЕ типа альтернатов. Примером литогенного альтерната является комбинация фитоценозов, возникшая в случае частичного размывания четвертичных отложений до лежащих под ними коренных пород (Востокова, 1956), в результате чего образовались регулярно повторяющиеся ямы или ложбины на фоне плоской поверхности четвертичных отложений. Анизоморфный альтернат формируется при выходе на дневную поверхность многократно чередующихся слоев геологических пород двух типов. Более часто при литогенной неоднородности РП комбинации имеют многочисленные и нерегулярно повторяющиеся или малочисленные и неповторяющиеся компоненты и относятся к конфузионам.

Геоморфогенная неоднородность РП менее первична, чем литогенная, так как она образуется под влиянием формы рельефа только при однородной литологии. Геоморфологические процессы приводят к образованию ТЕ всех известных нам структурных типов и всех порядков размерности. В этом отношении геоморфогенная неоднородность РП почти универсальна.

Согласно геоморфологам (Тимофеев и др., 1977), формы рельефа (объемные образования) слагаются из элементов рельефа (плоскостных, двухмерных образований).

Рассмотрим сначала неоднородность среды и РП, возникшую на элементах рельефа, т. е. на плоскостях.

На горизонтальных и наклонных плоскостях небольшого размера с однородной литологией, как правило, среда и РП однородны. Неоднородными они становятся, когда площадь плоскостей начинает превосходить некоторый критический размер, определенный климатом местности и физическими свойствами субстрата. При этом возникает последовательная неоднородность среды и ТЕ типа катены. Например, в гумидном климате на почти горизонтальном участке, окруженном ручьями и речками, по периферии располагается наиболее дренированный пояс с наиболее сухолюбивой растительностью, далее идет несколько поясов с менее дренированным субстратом и соответствующей растительностью, а в середине участка находятся заболоченные местообитания с наиболее влаголюбивой растительностью.

У наклонных поверхностей критический размер участка с однородной средой в тех же условиях литологии и климата меньше, чем у горизонтальных.

Неоднородность среды и РП в виде катен появляется на склонах длиной в несколько метров, а на горизонтальных поверхностях — при протяженности участка в сотни метров.

В геоморфогенных фитокатенах неоднородность РП возникает в результате согласованного, однонаправленного изменения нескольких взаимосвязанных факторов среды, таких как дренированность, сила увлажнения, заснеженность, механический состав и богатство почв. Один из них в конкретной обстановке становится ведущим. Взаимосвязанность факторов среды заключается в том, что сила их проявления зависит от общей причины, однонаправленность — в том, что переход от максимума к минимуму в пределах конкретной катены происходит у всех факторов в одном направлении и представлен только один раз. Согласованность изменения факторов выражена в том, что места максимального проявления всех факторов совпадают, то же можно сказать и о местах минимального их проявления. Неоднородность РП в катенах векторная. На противоположных концах участка катены располагаются 2 полюса с максимально различными условиями среды и компонентами, являющимися наиболее далеко отстоящими звеньями экологического ряда. Между полюсами происходит постепенное изменение свойств среды и растительности. Направление изменения факторов среды и проявления всего разнообразия типов компонентов катены является ее осью неоднородности. Перпендикулярное ему направление можно назвать осью однородности, так как в этом направлении простираются компоненты катены, имеющие наиболее часто вид полос.

Формы рельефа, возникающие на литологически однородных плоскостях под действием рельефообразующих процессов, расчленяют прежде однородную поверхность на небольшие участки со специфическими условиями среды. Трансформация геоморфогенной неоднородности среды в неоднородность РП зависит от контрастности условий на соседних микроучастках, размеров этих микроучастков и средопреобразующей силы растений-доминантов, о которой приблизительно можно судить по их вертикальным и горизонтальным размерам.

Доминанты сообществ тундровой зоны являются небольшими растениями, поэтому даже невысокие и малой протяженности формы рельефа вызывают расчленение РП. Однако сами формы нано- и микрорельефа часто бывают покрыты целиком одним фитоценозом, а не несколькими — на вершине и на склонах. Это означает, что неоднородность среды на этих формах, вызванная расчленением их на горизонтальную и наклонные плоскости, уже не реализуется в неоднородность их РП. В результате в тундре возникают ТЕ, состоящие из фонового фитоценоза на плоскости и многочисленных фрагментов фитоценозов, целиком покрывающих формы микрорельефа.

При устойчивом действии одного рельефообразующего процесса на рыхлых субстратах возникают многократно повторяющиеся формы рельефа, расположенные в пределах участка в определенном порядке, а набор форм рельефа и их числовое соотношение одинаковы на всей его площади. Так формируется геоморфогенный тесселлят.

При отсутствии чехла рыхлых отложений и близости к поверхности коренных пород на горизонтальных и наклонных плоскостях создается неоднотипная неоднородность РП, вызванная расчленением рельефа процессами выветривания и денудации. Компоненты таких ТЕ, приуроченных к литологически однородным участкам, относятся к одному экологическому и (или) сукцессионному ряду, а сами ТЕ принадлежат к структурному типу — пертурбатам.

Различия среды на плоскостях более крупной формы рельефа реализуются в неоднородность ее РП — на каждой плоскости развивается самостоятельный фитоценоз. РП такой формы рельефа можно рассматривать как одну неоднородную ТЕ с компонентами-фитоценозами. В качестве примера рассмотрим часть уступа надпойменной террасы — асимметричный бугор, выделенный из нее двумя ложбинами, спускающимися с террасы в долину реки, снизу ограниченный поймой, а сверху — плоскостью плакора. Почти горизонтальная поверхность бугра примыкает к его склону под хорошо заметным углом. Своеобразие среды на этих плоскостях обусловлено различиями их наклона, дренированности и заснеженности. На каждой плоскости развивается по фитоценозу, которые принадлежат к одному экологическому ряду. Соприкасаясь на местности, в абстрактном экологическом ряду они располагаются далеко друг от друга. Такие ТЕ с согласованной, непоследовательной, неоднотипной и малочленной неоднородностью, приуроченные к целым формам рельефа, относятся к особому подтипу пертурбатов, названному формионом (от слова «форма»).

Рассмотрим расчленение среды и РП на частях форм рельефа, состоящих из нескольких плоскостей, со сходными углами наклона, но с различной ориентацией. Примером их являются склоны округлых или овальных холмов или склоны в округлые или овальные котловины, имеющие вид замкнутых лент. Неоднородность среды возникает здесь из-за различия микроклимата на участках разной солярной и ветровой экспозиции и различной ориентации к большим водоемам. Ведущие факторы среды — сила и продолжительность инсоляции, заснеженность и летнее атмосферное увлажнение — не зависят ни друг от друга, ни от какой-либо общей причины. Каждый фактор на таких склонах имеет места максимального и минимального проявления, расположенные на противоположных сторонах формы рельефа, и 2 области промежуточных значений. Место минимального проявления одного из факторов не совпадает с минимумом других факторов, также не совпадают и места максимумов всех факторов. Переход от максимального проявления фактора к минимальному постепенный и идет по горизонтали в обе стороны от максимума. В результате при наложении этих факторов образуется не катена, а несколько пятен со своеобразными вариантами микроклимата и со своим ведущим фактором. В простейшем случае на каждом пятне располагается по одному фитоценозу, которые принадлежат к нескольким близким экологическим рядам. Такие ТЕ с согласованной, непоследовательной, неоднотипной и малочленной неоднородностью типа пертурбата я называю экспозиционами (от слова «экспозиция»).

В литературе преобладает мнение, что под влиянием фитогенных причин расчленения РП образуется только внутриценозная неоднородность, называемая мозаичностью (Корчагин, 1976; Миркин, 1985). Однако в некоторых случаях фитогенные причины приводят к образованию ТЕ, которые являются примерами надфитоценотической неоднородности, так как компонентами их выступают фитоценозы или их фрагменты.

Биостратегическая фитокатена может образоваться при идущем непрерывно в течение нескольких лет внедрении на территорию фитоценоза вегетативно-подвижного доминанта соседнего сообщества. Компонентами ее будут сообщество доминанта-колониста, несколько полос сообществ, ширина которых соответствует продвижению вида-колониста в течение одного вегетационного периода, и оставшаяся неизменной часть заселяемого фитоценоза. Разновозрастные стадии формирования новых сообществ в этой катене располагаются в порядке увеличения их возраста.

При равномерном и несплошном распределении всходов кустарников в травяном фитоценозе с однородной средой через несколько лет образуется комбинация с одним компонентом в виде фрагментов кустарникового фитоценоза и фоновым компонентом — травяным фитоценозом. Такую ТЕ с компонентами, принадлежащими к одному абстрактному сукцессионному ряду, можно назвать биостратегическим тесселлятом. При поселении какого-нибудь вида в фитоценозе путем заноса семян чаще возникает неоднородность типа пертурбата с беспорядочным размещением куртин нового растения.

Биостратегические тесселляты и пертурбаты возникают в однородных тундровых фитоценозах при отмирании частей клонов кустарников или кустарничков и образовании на их месте фрагментов травяно-моховых сообществ. ТЕ этих же типов образуются в результате заселения однородного участка близкими по экологии видами кустарничков с последующим смыканием клонов.

Фитоэкологическая неоднородность возникает в травяных сообществах под воздействием соседних фитоценозов, сложенных сильно изменяющими среду растениями — деревьями и кустарниками. Например, фитоценоз из крупных ив или ольхи изменяет микроклимат и почвенные условия в прилегающих к нему частях иного фитоценоза, причем это влияние ослабевает по мере удаления от первого. Рядом с кустарниковым фитоценозом возникает неоднородный РП в виде «опушки», сложенной узкими полосами фрагментов сообществ низких кустарников, кустарничков и трав, следующих в порядке перечисления по направлению от кустарникового фитоценоза и образующих экологический ряд. Такую ТЕ можно назвать фитоэкологической катеной.

Фитоэкологические тесселляты, возникшие на однородных участках под влиянием растительности, я наблюдал в лесотундре на севере Коми АССР. Здесь, в еловых лесных фитоценозах в местах микроклиматических аномалий, образуются безлесные поляны. На полянах зимой скапливается большое количество долго не стаивающего снега, что препятствует их зарастанию деревьями и приводит к формированию на них фрагментов кустарниковых или кустарничковых фитоценозов. Подобными же причинами обусловлено появление фитоценозов карликовой березы и березовых редколесий в северной тайге Коми АССР (Дылис, 1939). В этом случае возникают ТЕ, которые можно назвать фитоэкологическими пертурбатами.

В заключение коротко охарактеризую распространение ТЕ разных структурных типов в тундровой зоне.

Геоморфогенные фитокатены широко распространены в различных секторах Арктики. Они образуются под влиянием специфической зональной причины — замедленного стаивания снега на склонах речных и горных террас, а также ряда общих для нескольких зон причин: градиента увлажнения на склонах холмов и шлейфах гор, градиента засоления на пологих морских берегах, градиента механического состава грунтов на осыпях. Этот тип фитокатен представлен комбинациями разных уровней сложности и размеров.

В тундровой зоне слабо распространены фитоэкологические катены, примером которых являются поясность по периферии зарослей кустарников. Они представлены комбинациями только первого уровня сложности.

Наиболее распространенные в тундровой зоне геоморфогенные тесселляты возникают на горизонтальных и наклонных плоскостях главным образом под влиянием специфической зональной причины — мерзлотных процессов (растрескивания, криотурбации и солифлюкции). Комбинации этого типа относятся к низким уровням сложности системы ТЕ.

Геоморфогенные пертурбаты в тундре тоже возникают в результате мерзлотных процессов — растрескивания, образования подземных наледей (гидролакколитов), термокарста и термоэрозии. Часть из них имеет довольно высокий уровень сложности и относится к формионам. Тесселляты и пертурбаты в тундре порождаются в меньшей степени процессами, общими для нескольких зон, — аллювиальным, эоловым, выветривания.

В тундре широко распространены биостратегические тесселляты и пертурбаты, представленные несомкнувшимися куртинами кустарников на фоне заболоченных, нивальных и пойменных травяных сообществ, или полидоминантными сообществами с клоновыми куртинами кустарничков.

Кустарниковые сообщества с фрагментами травяных сообществ на полянах между куртинами в подзоне южных тундр и кустарниковые сообщества в редколесьях и северотаежных лесах являются примерами фитоэкологических тесселлятов и пертурбатов. Биостратегические и фитоэкологические тесселляты и пертурбаты относятся к ТЕ первого уровня сложности.

Альтернаты и конфузионы, порожденные литогенной неоднородностью среды, на равнинах в тундровой зоне встречаются реже, чем в горах, из-за повсеместного распространения там литологически однородных ледниковых и морских отложений. Литогенные конфузионы описаны на равнинном южном берегу Чукотского п-ова (Катенин, 1984). Они представлены вкраплениями кустарничковых сообществ на песчано-галечных грунтах в обширные участки осоковых и кочкарных пушицевых тундр на суглинистых грядах. Комбинации этих структурных типов встречены на равнине в среднем течении р. Амгуэмы, где четвертичные отложения прорваны во многих местах интрузиями эффузивов (Катенин, 1974), и на берегу залива Лаврентия, где в массив известняков вкраплены останцы иного состава. Образующиеся здесь комбинации имеют высокий уровень сложности, их компонентами являются комбинации разных типов структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Алехин В. В.* Растительность лугов р. Цны и нижнего течения р. Мокши. Тамбов: Тип. губернского земства, 1916. 36 с. — *Алехин В. В.* Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1923—1924, т. 32, вып. 1—2, с. 99—112. — *Алехин В. В.* Русские степи и методы исследования их растительного покрова. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1931, т. 40, вып. 3—4, с. 285—374. — *Быков Б. А.* Геоботаника. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953. 457 с. — *Востокова Е. А.* О влиянии литологических условий на комплексность растительного покрова полупустыни. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1956, т. 61, вып. 1, с. 69—70. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 137—330. — *Гуричева Н. П.* О луговой растительности западной окраины Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в пределах полосы сухих и пустынных степей) и принципы выделения экологических рядов. — В кн.: Программа и тезисы докладов научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Н. И. Кузнецова. Тарту, 1964, с. 31—32. — *Гуричева Н. П.* О растительности природниковых луговин. — В кн.: Экология и биология растений целинных районов Казахстана / Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3 (геоботаника), вып. 17, 1965, с. 200—218. — *Гуричева Н. П.* Растительность мелкосопочных луговин юго-западной части Центрального Казахстана (опыт использования метода микропоясных экологических рядов): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1972. 27 с. — *Димо Н. А., Келлер Б. А.* В области полупустыни. Саратов: Тип. губернского земства, 1907. 215 с. — *Дохман Г. И.* О некоторых классификационных единицах комплексов. — Землеведение, 1936, т. 38, вып. 3, с. 294—326. — *Дохман Г. И.* К истории понятия комплекса (растительности). — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1959, т. 64, вып. 6, с. 117—119. — *Дылис Н. В.* Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печерской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени. — Бот. журн., 1939, т. 24, № 4, с. 314—338. — *Исаченко Т. И.* О картографировании серийных и микропоясных рядов в долинах и озерных котловинах (на примере р. Шарасун и оз. Большой Чандант Читинской области Юго-Восточного Забайкалья). — В кн.: Геоботаническое картографирование, 1967. Л.: Наука, 1967, с. 42—57. — *Исаченко Т. И.* Сложение растительного покрова и картографирование — В кн.: Геоботаническое картографирование, 1969. Л.: Наука, 1969, с. 20—33. — *Карамышева З. В.* Формирование степной растительности на каменистых местообитаниях в Центрально-Казахстанском мелкосопочнике. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 8, с. 1185—1196. — *Карамышева З. В.* О петролитогенной комплексности растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 8, с. 1183—1186. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Опыт составления мелкомасштабной карты для степной территории Казахстана. — В кн.: Геоботаническое картографирование, 1968. Л.: Наука, 1968, с. 5—21. — *Катенин А. Е.* Карта растительности лесотундрового стационара. — В кн.: Почвы и растительность восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 325—327. — *Катенин А. Е.* Геоботанические исследования на Чукотке. I. Растительность среднего течения р. Амгуэмы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 11, с. 1583—1595. — *Катенин А. Е.* Структура растительного покрова территории Гильмимлинейских термальных источников. — В кн.: Экосистемы термальных источников Чукотского полуострова. Л.: Наука, 1981, с. 41—77. — *Катенин А. Е.* Растительность восточного берега залива Креста (Чукотский полуостров, окрестности поселка Конергино). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 316—324. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.; Ташкент: САОГИЗ, 1934. 480 с. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976. 320 с. — *Мазинг В. В.* Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. — Изв. АН ЭССР. Сер. биол., 1965, т. 14, № 1, с. 98—114. — *Мазинг В. В.* Теоретические и методические проблемы изучения структуры растительности: Докл. по опубликованным работам, представляемым к защите вместо диссертации на соиск. уч. степ. д-ра биол. наук. Тарту, 1969. 96 с. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Рачковская Е. И.* Типы комплексов растительного покрова сухой степи Центрального Казахстана и их классификация. — В кн.: Стационарные исследования растительности / Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3 (геоботаника), вып. 15, 1963, с. 159—173. — *Рачковская Е. И.* Опыт составления легенды к карте растительности в условиях пустынно-степной полосы Казахстана. — В кн.: Программа и тезисы докладов научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Н. И. Кузнецова. Тарту, 1964, с. 81—83. — *Родин Л. Е.* Материалы к изучению растительности Северных и Заунгузских Кара-Кумов. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3 (геоботаника), вып. 5, 1948, с. 121—272. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем. — Докл. Ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1968, вып. 20, с. 12—22. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 190 с. — *Тимофеев Д. А.*, *Уфимцев Г. Ф.*, *Онухов Ф. С.* Терминология общей геоморфологии. М.: Наука, 1977. 200 с. — *Фридланд В. М.* Структура почвенного покрова мира. М.: Мысль, 1984. 235 с. — *Ярошенко П. Д.* Основы учения о растительном покрове. М.: Географгиз, 1950. 217 с. — *Milne G.* Some suggested units of classification and mapping, particularly for East African soils. — Soil Recearch, 1935, vol. 4, N 3, p. 183—198.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград.

Получено 13 V 1987.

SUMMARY

The suggested classification of the heterogeneous territorial units of the vegetation cover (combination) is given. It is based on the special features of their heterogeneity, such as the inclusion of the components of the combination into the single or several ecological and (or) successional rows, the dislocation of the components within the combination limits in the same sequence as in the corresponding abstract row or in the different way and the presence of some regularity (the pattern) in the disposition of the components or even its absence. Five structural types of combinations are established for the tundra zone vegetation — catena, tessellat, perturbat, alternat and confusion. The formation of the structural types of combinations due to different factors of the differentiation of the vegetation cover and the distribution of the types in the tundra zone are considered.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.35

Е. М. Арнаутова

ГАМЕТОФИТ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *WOODSIA* (*WOODSIACEAE*)

E. M. ARNAUTOVA. GAMETOPHYTE OF SOME SPECIES OF THE GENUS *WOODSIA* (*WOODSIACEAE*)

Описаны гаметофиты 8 отечественных видов рода *Woodsia*. Проведенное сравнительное исследование, очевидно, позволит исключить *W. fragilis* из рода *Woodsia* и подтверждает правомерность выделения *W. manchuriensis* в род *Protowoodsia*.

Род *Woodsia* был выделен из рода *Acrostichum* по форме индузия в 1810 г. Р. Брауном. К роду были отнесены 2 вида — *W. ilvensis* и *W. alpina*. Лектотипом рода выбран *W. ilvensis* (L.) R. Br. В настоящее время известно примерно 40 видов (Ching, 1940; Kaur, Chandra, 1973), распространенных преимущественно в умеренной зоне Северного полушария. Для территории СССР С. К. Черепанов (1981) приводит 11 видов рода *Woodsia*. Среди них один вид — *W. hancockii* Baker — во «Флоре СССР» (Фомин, 1934 : 23) приводился с указанием «возможно нахождение ее на Дальнем Востоке». Сведений о новых находках *W. hancockii* в СССР нет, не приводится этот вид ни в одной из региональных флор (Ворошилов, 1966; Воробьев, 1982; Определитель. . ., 1981). Таким образом, можно считать, что на территории СССР встречается 10 видов.

Обычно систематика папоротников строится лишь на признаках спорофита. Большинство исследователей (Holltum, 1949; Stokey, 1951), отмечающих важность признаков гаметофита для классификации, указывают на то, что структура гаметофита изучена лишь у ограниченного числа видов и фактически не используют эти признаки. Нет сведений и о гаметофитах отечественных видов рода *Woodsia* (за исключением *W. ilvensis*). В данной работе описаны гаметофиты 8 видов рода *Woodsia*: *W. alpina* (Bolt.) Gray, *W. fragilis* (Trev.) Moore, *W. glabella* R. Br., *W. ilvensis* (L.) R. Br., *W. intermedia* Tagawa, *W. manchuriensis* Hook., *W. polystichoides* D. Eaton, *W. subcordata* Turcz.

К сожалению, не удалось получить для исследования споры *W. acuminata* (Fomin) Sipl. и *W. macrochlaena* Mett. ex Kuhn.

Материал и методика

Споры для исследования были собраны в экспедициях на Чукотке (*W. ilvensis*), Дальнем Востоке (*W. glabella*, *W. intermedia*, *W. manchuriensis*), Кавказе (*W. fragilis*), а также получены из ботанических садов СССР. Споры проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри, помещенных на стойке у окна северной экспозиции. Питательной средой служил раствор Кнопа. Для дальнейшего нормального развития молодые гаметофиты пересаживали на земляную смесь (pH около 6.5) в чашки Петри.

Наблюдения и зарисовки проводили непосредственно на свежем материале. Зрелые гаметофиты для изучения фиксировали в фиксаторе Чемберлена. Все

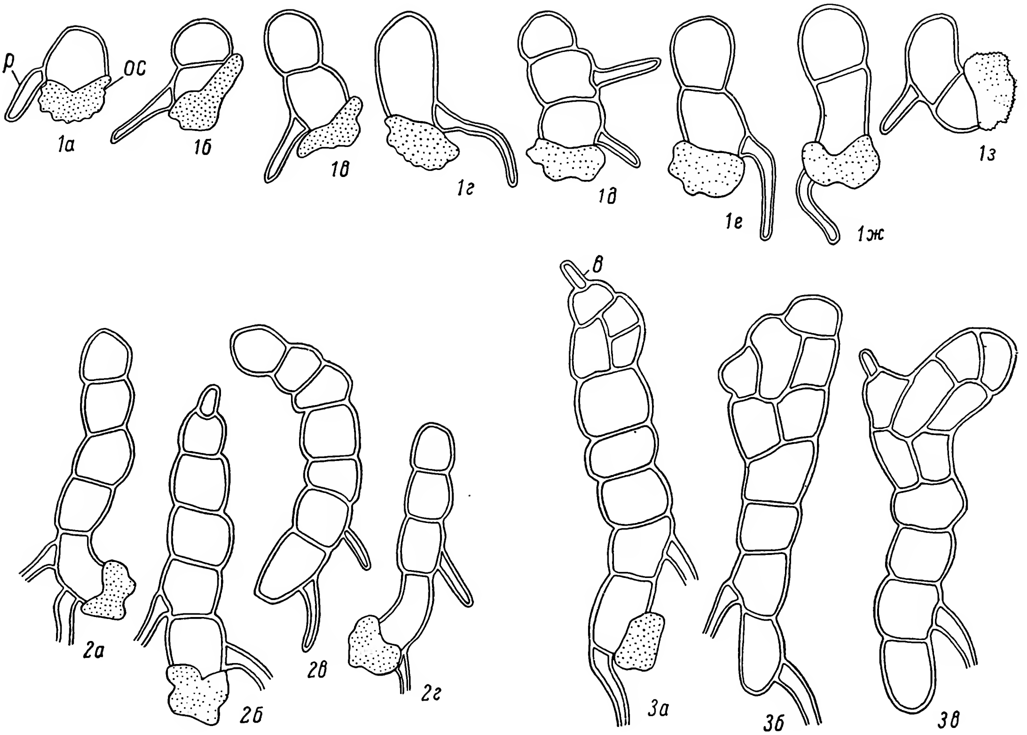


Рис. 1—3. Развитие гаметофита видов рода *Woodsia*.

1а-1з — прорастающие споры: *а* — *W. alpina*, *б* — *W. ilvensis*, *в* — *W. subcordata*, *г* — *W. polystichoides*, *д* — *W. intermedia*, *е* — *W. glabella*, *ж* — *W. manchuriensis*, *з* — *W. fragilis*, *ос* — оболочка споры, *р* — ризоид.
2а—2г — стадия протонемы: *а* — *W. intermedia*, *б* — *W. subcordata*, *в* — *W. manchuriensis*, *г* — *W. fragilis*.
3а—3в — формирование таллома: *а* — *W. manchuriensis*, *б* — *W. subcordata*, *в* — *W. alpina*. *в* — волосок.

рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4. Измерения проводили окулярным микрометром. Использованная в работе терминология общепринята в советской и зарубежной литературе (Stokey, 1951; Atkinson, Stokey, 1964; Карнишина, 1975).

Результаты исследования

Споры видов рода *Woodsia* R. Br. крупные (50—80 мкм) билатеральные, однолучевые, бобовидной формы, плоско-выпуклые или вогнуто-выпуклые. Периспорий у всех видов, за исключением *W. manchuriensis*, хорошо выражен и представлен несколькими морфологическими типами: шиповатый — у *W. fragilis*, мелкоскладчатый — *W. glabella*, сетчато-ячеистый — *W. ilvensis*, *W. polystichoides*, *W. subcordata*. У *W. manchuriensis* периспорий прозрачный, облегающий. Характерные особенности в строении периспория позволяют надежно различать споры некоторых видов (Гричук, Моносзон, 1971).

В условиях культуры споры прорастают на 10—15-й день после посева. Моментом прорастания следует считать такую стадию развития, когда после разрыва экзины появляется первый ризоид или первая проталлиальная клетка. Прорастают споры видов рода *Woodsia* по типу Vittaria, описанному B. K. Nayar, S. Kaur (1968). При прорастании первой появляется проталлиальная клетка (рис. 1), содержащая многочисленные хлоропласты; развивающийся на ней ризоид имеет несколько мелких в последующем разрушающихся хлоропластов. Далее формируется однорядная нить — протонема. На стадии протонемы

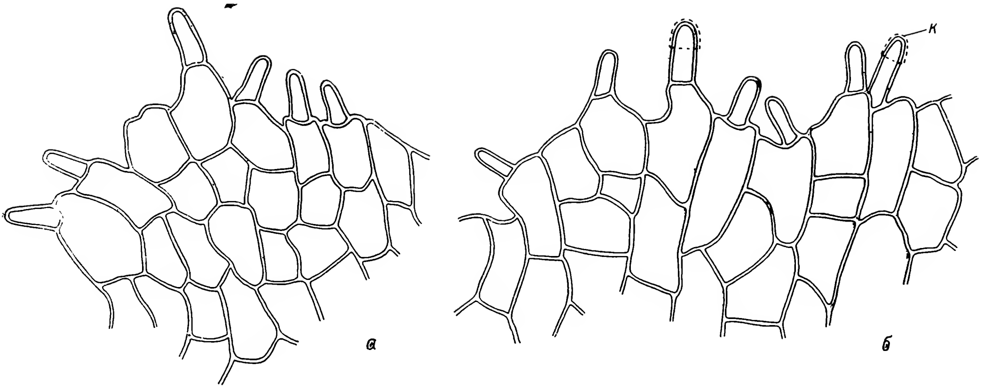


Рис. 4.

а — клетки «крыльев» таллома *W. alpina*, *б* — маргинальные волоски на талломе *W. manchuriensis*; *к* — «колпачок» на маргинальном волоске.

гаметофит *Woodsia* состоит из 5—7 клеток (рис. 2). Клетки протонемы короткие, бочонковидные. Нижние 2 клетки обычно продуцируют ризоиды, но иногда образование ризоидов задерживается, и можно видеть однорядные нити без ризоидов. Ризоиды прозрачные, лишены хлоропластов. Стадия протонемы короткая, завершается она делением апикальной клетки, начинается формирование проталлия. Таллом развивается по типу Aspidium, также описанному B. K. Nayar, S. Kaur (1969). Однако, наблюдая развитие таллома у представителей рода *Woodsia*, можно встретить все варианты типа Aspidium. Чаще всего апикальная клетка протонемы несет одноклеточный волосок, и формирование таллома идет из дочерних клеток (рис. 3, *а*). Иногда апикальный волосок появляется не на стадии протонемы, а значительно позже, уже на молодом талломе, тогда формирование таллома начинает сама апикальная клетка (рис. 3, *б*). В некоторых случаях апикальная клетка делится продольно, но только одна из дочерних клеток формирует меристематическую (рис. 3, *в*). Апикальный волосок в этом случае возникает позднее.

Примерно через 7—8 нед после прорастания формируется сердцевидный таллом с апикальной меристемой в выемке, типичной для высших папоротников. Таллом однослойный, за исключением средней жилки — «подушки». «Подушка» у таллома видов рода *Woodsia* сравнительно тонкая, из 3—4 слоев клеток. Клетки так называемых крыльев одной формы (рис. 4, *а*). Признаки формы таллома нестабильны, форма его варьирует в зависимости от освещения, температуры, густоты посева и прочих условий.

Важным признаком, не зависящим от условий среды, является наличие на талломе *Woodsia* 1-клеточных железистых волосков. Маргинальные волоски увенчиваются внеклеточной восковой крышечкой или колпачком (рис. 4, *б*), иногда последний отсутствует. Волоски всегда плотно наполнены мелкими хлоропластами. Многие маргинальные клетки таллома, несущие волоски, удлиненные, приподнятые над краем таллома, являются как бы подножием для волоска, и из-за этого край таллома выглядит очень неровным (рис. 4). Иногда даже создается впечатление, что волоски 2-клеточные. Такая форма таллома с неровным, «рваным» краем характерна для всех видов рода.

В стадию зрелости таллом обычно вступает через 10—12 нед после прорастания спор. Гаметангии образуются на нижней, обращенной к земле поверхности средней жилки. Антеридии формируются много раньше, чем архегонии. В некоторых случаях антеридии можно найти еще на стадии протонемы. Антеридии полусферические, состоят из трех клеток: базальной, кольцевой и верхушечной клетки-крышечки (рис. 5). O. Schlumberger (1911) описал у *W. il-*

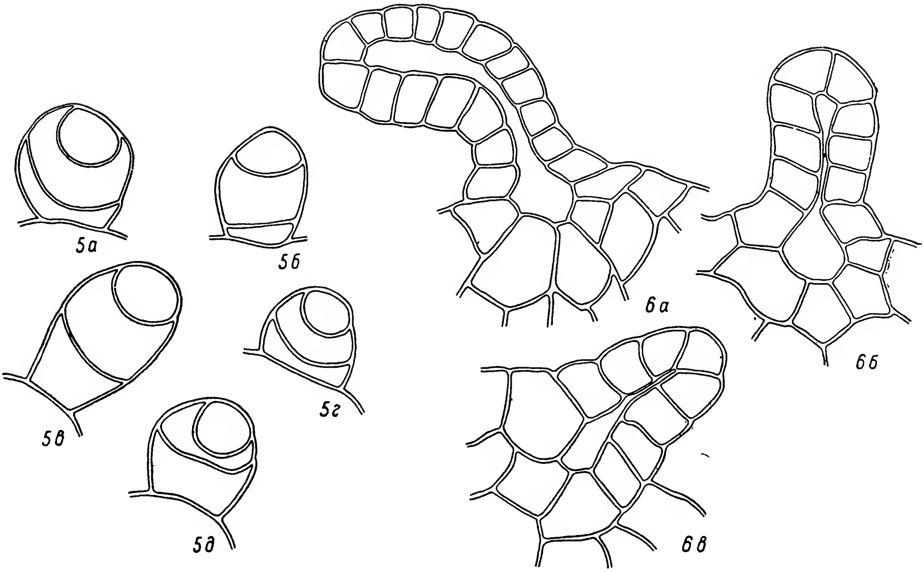


Рис. 5, 6. Гаметангии видов рода *Woodsia*.

5 — антеридии: *а* — *W. aplina*, *б* — *W. fragilis*, *в* — *W. intermedia*, *г* — *W. polystichoides*, *д* — *W. manchuriensis*.
6 — архегонии: *а* — *W. fragilis*, *б* — *W. polystichoides*, *в* — *W. subcordata*.

vensis клетку-крышечку, делящуюся поперечной перегородкой. По наблюдениям автора, у всех исследованных видов рода *Woodsia* верхушечная клетка-крышечка не делится.

Зрелый архегоний видов рода *Woodsia* похож на архегоний других высших папоротников (рис. 6). Шейка его обычно состоит из 4—5 клеток, около 150 мкм выс. Значительно отличается от других видов только архегоний *W. fragilis*, шейка которого состоит из 8—9 клеток (рис. 6, *а*). Архегонии обычно расположены на нижней поверхности средней жилки, вблизи апекса и погружены в ткань таллома. Антеридии у большинства изученных видов располагаются на нижней поверхности средней жилки, ближе к подножию, не перемешиваясь с архегониями (рис. 7, *а*). Весьма отличается от других видов рода *Woodsia* распределение гаметангиев *W. manchuriensis* и *W. fragilis*. Архегонии у *W. manchuriensis* находятся в центре средней жилки, а многочисленные антеридии окружают их, располагаясь как на средней жилке, так и на крыльях таллома (рис. 7, *б*). Несколько иное распределение гаметангиев у *W. fragilis* (рис. 7, *в*). В центре средней жилки расположены архегонии, а скопление антеридиев можно найти вблизи подножия и апекса, на крыльях таллома антеридиев нет.

Ризоиды на зрелом талломе многочисленные, светло-коричневые, обильны на средней жилке, скрывая тем самым старые гаметангии.

Проведенные наблюдения показали, что споры всех изученных видов рода *Woodsia* прорастают по типу Vittaria. Таллом формируется по типу Aspidium, причем можно наблюдать все варианты этого типа развития. Одноклеточные маргинальные волоски появляются уже на стадии протонемы, на сердцевидном талломе они многочисленны. Гаметангии всех изученных видов сходны, лишь архегонии *W. fragilis* отличаются большим числом клеток шейки. Гаметофит *W. fragilis* отличается и по распределению гаметангиев. Учитывая также разницу в строении спор (шиповатый периспорий), можно сделать вывод, что *W. fragilis*, вероятно, следует выделить из рода *Woodsia*, однако точное

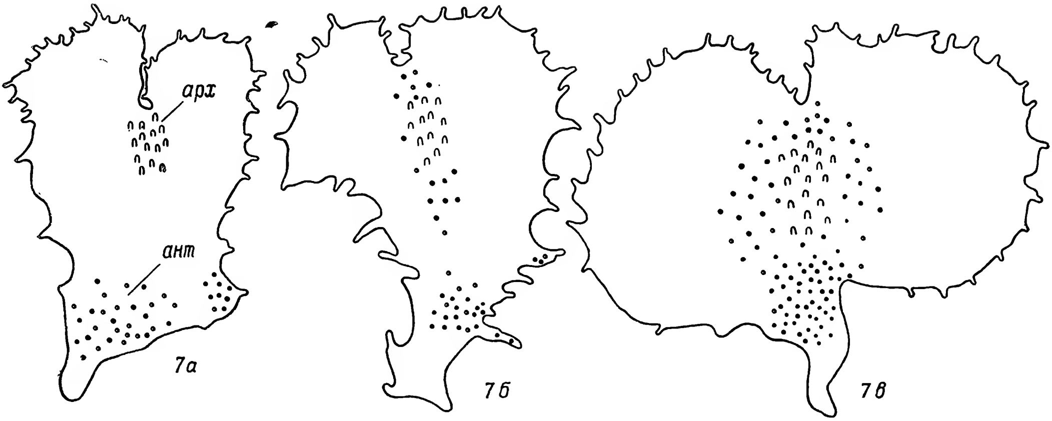


Рис. 7. Зрелые заростки видов рода *Woodsia*.

а — *W. alpina*, *б* — *W. fragilia*, *в* — *W. manchuriensis*; *арх* — архегонии, *ант* — антеридии.

таксономическое решение вопроса в настоящее время неясно (из-за отсутствия сравнительного материала).

По распределению гаметангиев резко отличается гаметофит *W. manchuriensis*. По признакам спорофита (черешок листа без сочленения, крупный сферический индузий, своеобразие в строении спор) этот вид в 1940 г. (действительное опубликование в 1945 г.) был выделен R. Ching (1945) в род *Protowoodsia*. Правда, в диагнозе рода была допущена ошибка: споры его описаны как «тетраэдрические». В 1948 г. C. F. Reed (1948) на основании признаков строения спор и спорангиев подтвердил изоляцию этого вида, внеся поправку в диагноз нового рода — «споры ясно монолетные, полушаровидные с прозрачным экзоспорием». В пользу выделения рода *Protowoodsia* говорят и данные кариосистематики (Kurita, 1965). Гаплоидное число хромосом у *W. manchuriensis* n=33, в то время как у четырех исследованных видов — *W. alpina*, *W. ilvensis*, *W. macrochlaena*, *W. polystichoides* — n=41, а у *W. glabella* n=39. Проведенное сравнительное исследование строения гаметофита видов рода *Woodsia* также подтверждает правомерность выделения *W. manchuriensis* в род *Protowoodsia*. Приводим точную цитату этого вида:

— *Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching, 1945, Lingnan Sci. Journ. 32, 21 : 37; Черепанов, 1973, Свод дополнений и изменений к «Фл. СССР» : 469.
— *Woodsia manchuriensis* Hook. 1861, Second Cent. Ferns: tab. 98; Фомин, 1934 во «Фл. СССР», 1 : 21; Ворошилов, 1966, Фл. советского Дальнего Востока : 17.
— *Diacalpe manchuriensis* (Hook.) Trev. 1875, Nuov. Giorn. Bot. Ital. 7 : 160.
— *Physematium manchuriensis* (Hook.) Nakai, 1925, Bot. Mag. Tokyo, 39 : 176.
— *Woodsia insularis* Hance, 1861, Ann. Sci. Nat. 4, 15 : 228, non Baker.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 252 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с. — *Гричук В. П.*, *Монсзон М. Х.* Определитель однолучевых спор папоротников из семейства *Polypodiaceae* R. Br., произрастающих на территории СССР. М.: Наука, 1971. 126 с. — *Карнишина Л. М.* Особенности развития и морфологии гаметофитов и юных спорофитов представителей рода *Dryopteris* Adans. — В кн.: Природные процессы и ресурсы Подмосковья. М.: Изд-во МОПИ, 1975, с. 132—141. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981. 410 с. — *Фомин А. В.* Класс Папоротниковые (*Filicales*). — Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 19—24. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Atkinson L. R.*, *Stokey A. G.* Comparative morphology of the gametophyte of homosporous ferns. — Phytomorphology, 1964, vol. 14, N 1, p. 51—70. — *Ching R. C.* On natural classification of the family «*Polypodia-*

ceae». — Sunyatsenia, 1940, vol. 5, N 4, p. 245. — *Ching R. C.* The studies of Chinense ferns. — Lingnan Sci. J., 1945, vol. 32, N 21, p. 37. — *Holltum R. E.* The classification of ferns. — Biol. Rev., 1949, vol. 24, N 3, p. 267—296. — *Kaur S., Chandra S.* Morphology of the prothallus of *Woodsia obtusa.* — Phytomorphology, 1973, vol. 23, N 4, p. 171—175. — *Kurita* S. Chromosome numbers and systematic position of the genus *Woodsia.* — J. Jap. Bot., 1965, vol. 40, N 12, p. 358—362. — *Nayar B. K., Kaur S.* Spore germination in homosporous ferns. — J. Palynology, 1968, vol. 4, p. 1—14. — *Nayar B. K., Kaur S.* Types of prothallial development in homosporous ferns. — Phytomorphology, 1969, vol. 19, N 2, p. 179—188. — *Reed C. F.* Notes on the taxonomy of some Eastern Asiatic ferns of the genera *Protowoodsia* and *Pteritis.* — Madroño, 1948, vol. 9, N 6, p. 189—193. — *Schlumberger O.* Familienmerkmale der Cyatheaceen und Polypodiaceen der Gattung *Woodsia* und verwandter Arten zu beiden Familien. — Flora, 1911, N. F., Bd 2 (102), S. 383—414. — *Stokey A. G.* The contribution by the gametophyte to classification of the homosporous ferns. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 1, p. 39—58.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 III 1987.

УДК 581.3 : 582.879.4
Бот. журн., т. 73, № 2

О. П. Камелина, С. В. Шевченко

К ЭМБРИОЛОГИИ *DAVIDIA INVOLUCRATA* (*DAVIDIACEAE*)

O. P. KAMELINA, S. V. SHEVCHENKO.

ON THE EMBRYOLOGY OF *DAVIDIA INVOLUCRATA* (*DAVIDIACEAE*)

Впервые у *Davidia involucrata* изучены процессы генезиса мужских эмбриональных структур. Более подробно, чем было известно, освещены вопросы развития семяпочки и зародышевого мешка. Впервые описан процесс двойного оплодотворения. Эмбриологические признаки рода *Davidia* сравниваются с таковыми близкородственных семейств.

Замечательный и единственный представитель рода *Davidia* и сем. *Davidiaceae* — *D. involucrata* — был до настоящего времени почти не изучен эмбриологически. Работа A. S. Horne (1909), в которой кратко излагались сведения о структуре семяпочки и зародышевого мешка и о ранних этапах развития семени, была, пожалуй, единственным источником информации по эмбриологии этого рода. Данные Horne цитировались в сводках K. Schnarf (1931) и G. L. Davis (1966), где этот род упоминается в составе сем. *Nyssaceae*, в сводке В. А. Поддубной-Арнольди (1982) и в ряде частных работ, в которых в той или иной степени обсуждались эмбриологические признаки *Davidia* (Mohana Rao, 1972).

Составляя эмбриологическую характеристику сем. *Davidiaceae* для 4-го тома «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (Шевченко, Камелина, 1987), мы провели исследование развития мужских и женских эмбриональных структур, процесса оплодотворения и ранних фаз эндоспермогенеза у *D. involucrata*. Более полно изложенные результаты этого исследования представлены в настоящей статье.

Материал и методика

Davidia involucrata — давидия оберточная — листопадное дерево до 20 м выс., с очередными зубчатыми перисто-нервными листьями без прилистников. Многочисленные голые мужские цветки и обычно один обоеполый собраны в головчатые соцветия, снабженные у основания двумя или иногда тремя белыми брактеями. Мужской цветок состоит из 5—6 тычинок с красными пыльниками. Плод — многокостянка с семенами в очень твердых косточках. Растение очень декоративно, особенно во время цветения. Его родина — горы Западного и Центрального Китая.

Материал собран в Никитском ботаническом саду, где давидия оберточная в условиях интродукции вегетирует с марта по ноябрь. Цветет в апреле—мае, довольно обильно. Плодоношение наблюдается в октябре—ноябре. Для исследования фиксировали цветочные почки, бутоны разной величины, цветки и завязи смесью Карнуа (6 : 3 : 1). Обработку материала проводили по общепринятой методике. Микротомные срезы делали толщиной 12—15 мкм. Окрашивали метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим.

Результаты исследования

Пыльник у *D. involucrata* 4-гнездный, гнезда объединены попарно в 2 теки (рис. 1, *10*). Перед вскрытием пыльника гнезда в теках объединяются из-за разрушения перегородки между ними. Вскрывается пыльник двумя продольными щелями (рис. 1, *12*).

В премейотический период развития пыльника происходит формирование стенки гнезд и спорогенной ткани. Стенка гнезда пыльника формируется центробежно по типу двудольных. Археспориальные клетки (их 1—2 на поперечном срезе бугорка пыльника в каждом гнезде) делятся периклинально, образуя первичные париетальный и спорогенный слои. Париетальный слой делится периклинально, образуются вторичный париетальный слой и тапетум. В тапетуме проходят антиклинальные деления, во вторичном париетальном слое — периклинальные, в результате которых образуются эндотеций и средний слой (рис. 1, *1*). Во всех сформированных таким способом слоях могут проходить дополнительные периклинальные деления, увеличивающие число слоев в стенке или делающие их нерегулярными по толщине (рис. 1, *2*, *3*). Сформированная стенка гнезда пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 2—3 средних слоев и тапетума, часто нерегулярно-двуслойного. В мейотический и постмейотический периоды развития пыльника происходят дифференциация и специализация слоев стенки гнезда пыльника.

Тапетум уже на ранних стадиях четко отличается от остальных слоев стенки (рис. 1, *1*, *2*). Клетки его внутренней части (со стороны связника) до мейоза значительно крупнее наружных (в стенке пыльника), но уже во время мейоза разница сглаживается и тапетум становится морфологически однородным. В это же время ядра в отдельных его клетках митотически делятся без цитокинеза и клетки становятся 2—4-ядерными, иногда они делятся периклинально с цитокинезом, в результате чего тапетум становится нерегулярно-двуслойным (рис. 1, *3*, *6*). Цитоплазма в тапетуме плотная, богата белковыми соединениями. Со стадии начала вакуолизации микроспор на поверхности клеток тапетума заметны мелкие орбикулы (рис. 2, *9*). Лизис содержимого клеток и деструкция тапетума начинаются после образования генеративной клетки в пыльцевых зернах (рис. 1, *11*). В зрелом пыльнике тапетум не сохраняется, остается лишь тапетальная пленка с орбикулами (рис. 1, *13*). Таким образом, тапетум у *D. involucrata* клеточный секреторный, с орбикулами.

Средние слои, являющиеся производным вторичного париетального слоя, на ранних стадиях содержат зерна крахмала (рис. 1, *3*). Один или два средних слоя, примыкающие к тапетуму, постепенно дегенерируют, а третий, примыкающий к эндотецию слой, сохраняется на протяжении всего развития пыльника, почти до полной его зрелости, хотя содержимое его клеток также постепенно лизируется (рис. 1, *11*, *13*).

Эндотеций — производное вторичного париетального слоя. В нем, как в эпидерме и средних слоях, на ранних стадиях присутствует крахмал (рис. 1, *3*). В постмейотический период клетки эндотеция постепенно увеличиваются, количество крахмала в них уменьшается, практически полностью исчезая к моменту образования 2-клеточных пыльцевых зерен (рис. 1, *6*, *9*, *11*). С этого же времени в них наблюдаются фиброзные пояски. Фиброзный слой расположен только с наружной стороны каждой теки (рис. 1, *12*).

Клетки эпидермы довольно крупные, на ранних и средних стадиях развития с крахмалом, вакуолизированные (рис. 1, *1—3*, *6*, *9*). Затем на поверхности клеток появляется кутикула, их содержимое исчезает, клетки сжимаются (рис. 1, *11*, *13*). Стенка зрелого пыльника состоит из сплющенных клеток эпидермы, эндотеция со вторичными утолщениями оболочки в виде поясков и одного среднего слоя, под которым сохраняется тапетальная пленка с орбикулами (рис. 1, *13*).

Микроспорогенез, пыльцевое зерно. Клетки первичного спорогенного слоя делятся митотически и образуют довольно массивную многослойную спорогенную ткань (рис. 1, *1*, *2*). После прекращения митозов клетки спорогенной ткани увеличиваются в размерах и превращаются в микроспороциты (рис. 1, *3*). Цитоплазма в них плотная, ядра крупные, в оболочках присутствует каллоза. Мейоз в основном проходит без нарушений, тетрады микроспор образуются по симультанному типу, они изобилатеральные, тетраэдрические, реже линейные (рис. 1, *4—6*). Однако отмечены случаи нарушения мейоза, приводящие к образованию пентад, гексад и полиад, причем микроспоры в них часто разной величины (рис. 1, *8*). После разобщения из тетрад микроспоры невелики, с ядром в центре клетки, с гомогенной цитоплазмой. Затем в ней появляются мелкие вакуоли (рис. 1, *9*), сливающиеся в одну крупную, а ядро перемещается к оболочке зерна, где делится, в результате чего образуются линзовидная генеративная клетка и крупная вегетативная (рис. 1, *11*). Вакуоль постепенно уменьшается, в цитоплазме накапливается крахмал. Генеративная клетка перемещается к центру пыльцевого зерна и располагается рядом с ядром вегетативной (рис. 1, *13*). Зрелые пыльцевые зерна одиночные, 2-клеточные. Запасные вещества вегетативной клетки — липиды.

Развитие пыльцевых зерен протекает асинхронно. И в разных гнездах пыльника, и даже в одном и том же гнезде можно наблюдать все промежуточные стадии между вакуолизированной микроспорой с ядром у оболочки и 2-клеточным пыльцевым зерном с генеративной клеткой в центре зерна.

В отдельных пыльниках отмечается значительное число стерильных пыльцевых зерен, появление которых обусловлено, скорее всего, нарушением в микроспорогенезе. Возможны случаи полной дегенерации пыльников. Пыльники мужского и обоеполого цветков развиваются идентично, но не всегда синхронно. Пыльники обоеполого цветка часто развиваются более быстрыми темпами, чем пыльники мужских цветков.

Семяпочка. В завязи развивается 6—9 семяпочек. Каждая семяпочка возникает на плаценте в виде меристематического бугорка, в субэпидерме которого выделяется одна археспориальная (редко 2) клетка (рис. 2, *1*). В это же время начинается закладка валика интегумента. Семяпочка постепенно изгибается и становится анатропной. На стадии зрелого зародышевого мешка семяпочка овально-удлиненная, висячая, с очень коротким фуникулусом, с одним 10—12-слойным интегументом (рис. 2, *8*). Внутренний эпидермис интегумента уже со стадии тетрады мегаспор дифференцируется в интегументальный тапетум, клетки которого с плотной цитоплазмой, но не очень крупные (рис. 2, *3—7*). Микропиле прямое и довольно длинное, направлено вверх (рис. 2, *8*). В клетках интегумента имеются крахмальные зерна и кристаллы оксалата кальция. Проводящий пучок, в котором отмечены кольчатые сосуды, из фуникулуса доходит до халазы (рис. 2, *8*).

Археспориальная клетка делится периклинально, образуя первичную париетальную и спорогенную клетки (рис. 2, *1*). Первичная париетальная клетка и ее производные формируют 3—4-слойную париетальную ткань. Эпидерма нуцеллуса в микропилярной части делится периклинально, в результате

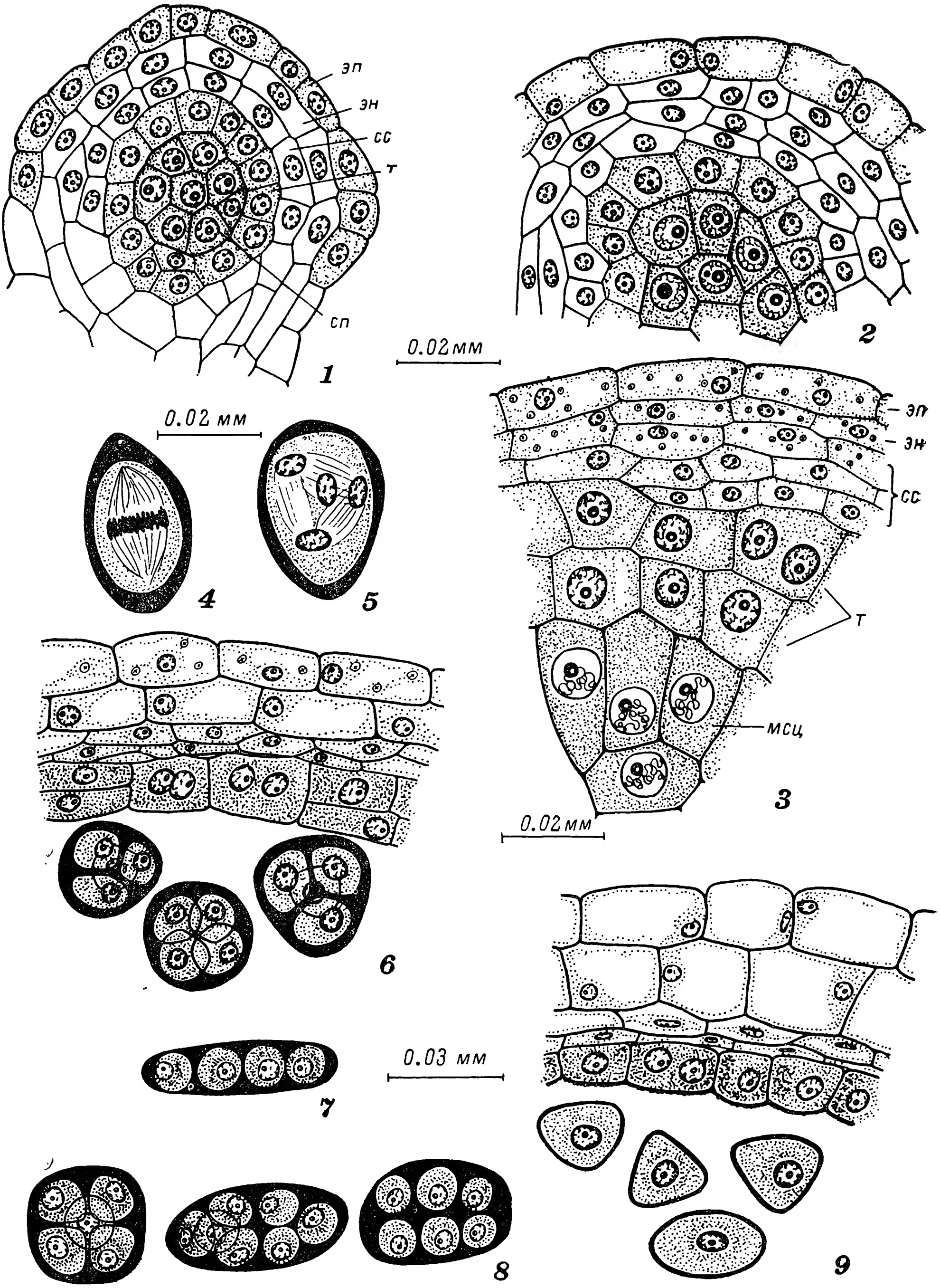


Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Davidia involucrata*.

1, *2* — формирование стенки гнезда пыльника и спорогенной ткани; *3* — фрагмент пыльника с микроспороцитами; *4*, *5* — мейоз в микроспороцитах; *6* — участок гнезда пыльника на стадии тетрад микроспор; *7* — линейная тетрада; *8* — полиады микроспор; *9*, *10* — фрагмент и схема пыльника на стадии микроспор.

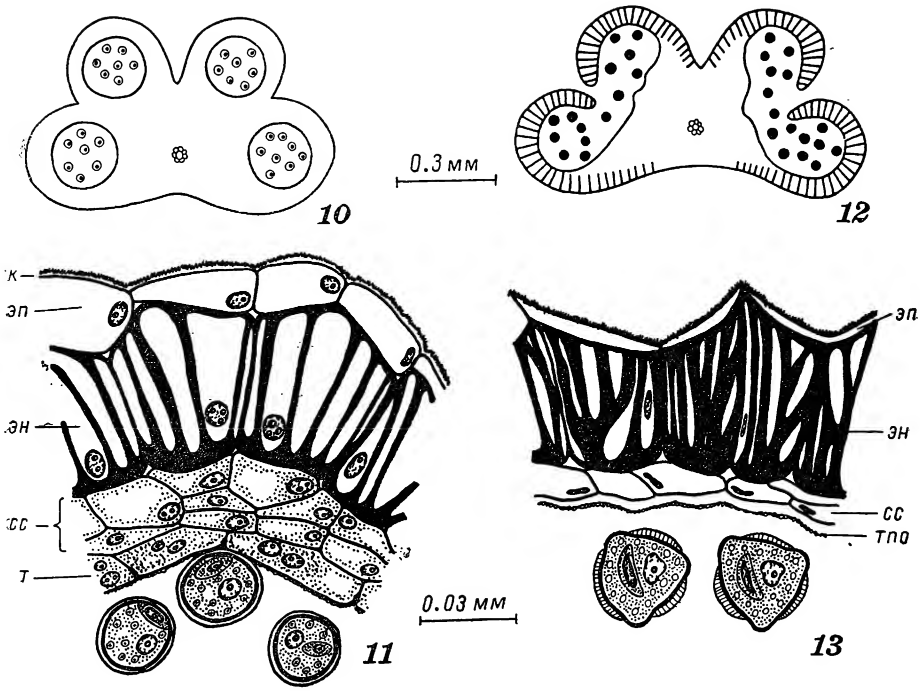


Рис. 1 (*продолжение*).

11 — фрагмент пыльника с 2-клеточными пыльцевыми зернами; *12*, *13* — схема зрелого вскрывающегося пыльника и его фрагмент. Штриховкой на схеме обозначен фиброзный слой. *к* — кутикула, *мсц* — микроспороциты, *сп* — спорогенная ткань, *т* — тапетум, *тпо* — тапетальная пленка с орбикулами, *сс* — средние слои, *эп* — эпидерма, *эн* — эндотеций. *1*—*3*, *6*, *9*—*13* — поперечные срезы.

чего образуется 3—4-слойный нуцеллярный колпачок (рис. 2, *2*, *3*). Латеральная часть нуцеллуса 2-слойная, халазальная — многослойная (рис. 2, *7*). Такое строение нуцеллуса характеризует семяпочку *Davidia* как крассинуцеллятную. В процессе развития зародышевого мешка париетальная ткань и латеральная часть нуцеллуса дезинтегрируют (рис. 2, *4*—*6*), и зрелый зародышевый мешок примыкает к интегументальному тапетуму (рис. 2, *7*). Халазальная часть нуцеллуса в виде колонки из тонкостенных вытянутых клеток и клетки нуцеллярного колпачка, которые значительно увеличиваются в размерах, сохраняются до ранних стадий развития эндосперма (рис. 3, *1*; 2, *7*).

Спорогенная клетка, образовавшаяся в результате деления археспориальной, увеличивается в размерах, увеличивается и ее ядро; она превращается в мегаспороцит. В оболочке в небольшом количестве откладывается каллоза, ядро смещается в микропилярную часть клетки и вступает в мейоз (рис. 2, *2*). В халазальной части клетки появляется небольшая вакуоль, цитоплазма плотная, зернистая. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор (рис. 2, *3*). Функционирующей становится халазальная мегаспора, остальные довольно быстро дегенерируют.

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Последовательно проходят в материнской клетке зародышевого мешка 3 митотических деления ядер, наблюдаются 2-, 4- и 8-ядерные стадии развития зародышевого мешка и следующее за последним митозом клеткообразование (рис. 2, *4*—*6*). При этом происходит увеличение и зародышевого мешка, и самой семяпочки. Сформированный зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный (рис. 2, *6*). В процессе созревания зародышевого мешка дифференцируются его элементы, сам он становится узким и длинным (рис. 2, *7*, *8*). Яйцевой аппарат представлен крупной грушевидной яйцеклеткой с ядром в апикальной части

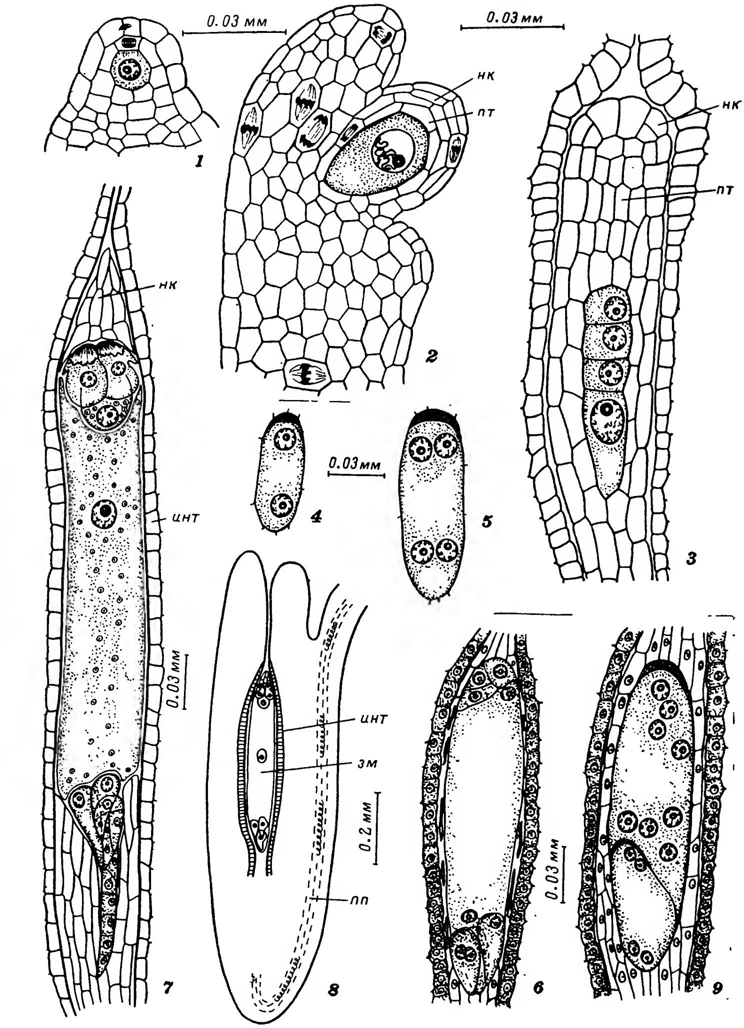


Рис. 2. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Davidia involucrata*.

1 — спорогенная клетка в нуцеллусе; *2* — мегаспороцит, закладка интегумента; *3* — тетрада мегаспор в нуцеллусе семяпочки; *4—6* — последовательные стадии развития зародышевого мешка; *7* — зрелый зародышевый мешок; *8* — семяпочка; *9* — развитие двух зародышевых мешков в нуцеллусе. *зм* — зародышевый мешок, *нк* — нуцеллярный колпачок, *инт* — интегументальный тапетум, *пп* — проводящий пучок, *пт* — париетальная ткань.

клетки и вакуолью в базальной, а также двумя синергидами с округлым и широким основанием, с хорошо различимым нитчатым аппаратом и крючковидными латеральными выростами. Цитоплазма синергид плотная, вакуоль расположена в апикальной части клетки, над ней находится ядро. Центральная клетка зародышевого мешка длинная, пронизана тяжами цитоплазмы, в которой локализуется, как и в цитоплазме яйцеклетки, большое количество зерен крахмала. Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Центральное ядро располагается в верхней трети зародышевого мешка или под яйцевым аппаратом. Антиподы — 3 клетки, с округлым микропилярным и вытянутым халазальным концами. Во время клеткообразования в зародышевом мешке первыми оформляются в виде клеток, а затем и дифференцируются антиподы. В сформированном зародышевом мешке они 1-ядерные (рис. 2, *6*), затем становятся 2-

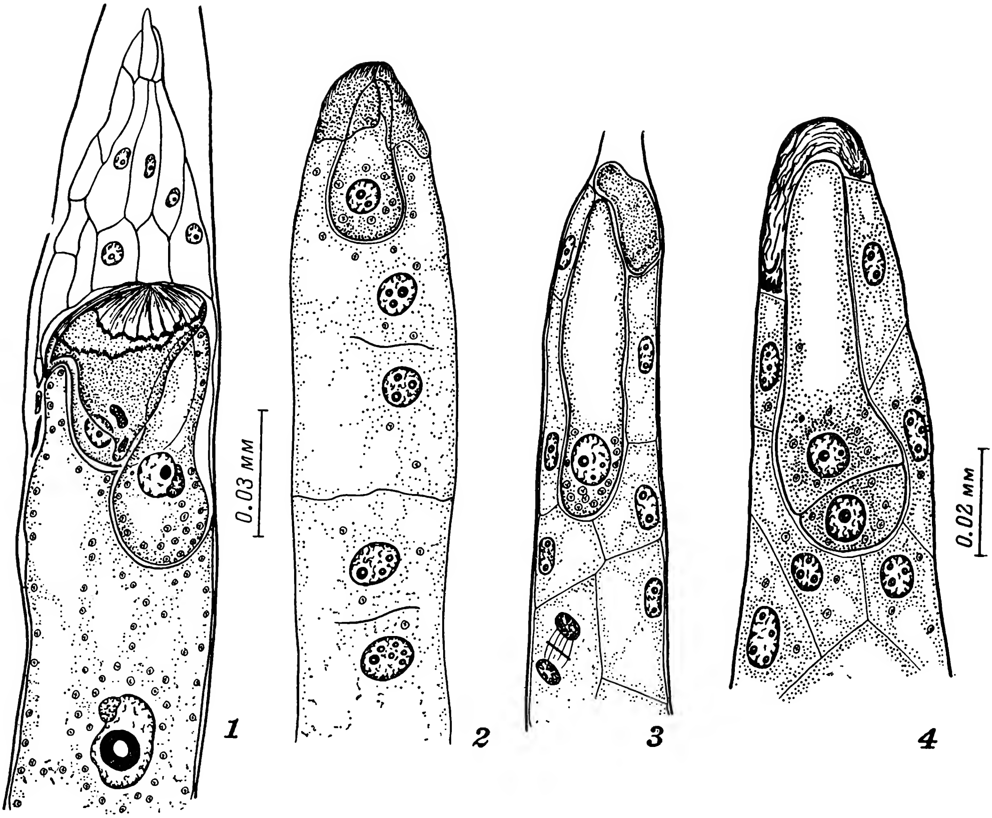


Рис. 3. Двойное оплодотворение (*1*) и ранние стадии развития эндосперма (*2—4*) у *Davidia involucrata*.

или многоядерными. Иногда в каждом антиподе (или только в одном из них) кариокинез сопровождается цитокинезом и образуется многоклеточный антиподальный комплекс (рис. 2, *7*). Антиподы сохраняются вплоть до образования многоклеточного эндосперма.

В случае многоклеточного археспория (Horne, 1909) в семяпочке образуется несколько тетрад мегаспор и несколько зародышевых мешков, но нормального развития, как правило, достигает только один из них, остальные с 2—4-ядерной стадии дегенерируют. Horne отмечал в развитии зародышевых мешков *Davidia* аномалии, выражающиеся в изменении числа ядер, их положения и формы, нетипичном строении яйцевого аппарата и антипод, числе полярных ядер, и другие, которые чаще всего приводили к стерилизации семяпочки. В нашем материале мы не наблюдали такого количества аномалий и наличия многоклеточного археспория. Отмечено было образование двух археспориальных клеток и дальнейшее их развитие, вплоть до формирования двух зародышевых мешков (рис. 2, *9*).

Заметны в условиях НБС различия в скорости протекания процессов формирования мужских и женских эмбриональных структур. На начальных этапах темпы развития мужских структур более быстрые, чем женских. Так, когда в пыльниках проходит мейоз и формируются тетрады микроспор, в семяпочках наблюдается только мегаспороцит (12 IV—15 IV); когда в пыльниках протекает первый митоз в пыльцевых зернах, в семяпочках отмечается только профаза мейоза в мегаспороците (19 IV). Но ко времени созревания пыльцевого зерна скорость развития женских структур возрастает, и если 10 V мы наблюдали

2-клеточные пыльцевые зерна и недифференцированный зародышевый мешок, то уже 11 V—12 V зародышевый мешок был зрелым и отмечен процесс оплодотворения.

Оплодотворение порогамное. Пыльцевая трубка входит в зародышевый мешок, разрушая одну из синергид и изливая в нее вместе с цитоплазмой ядро вегетативной клетки и 2 спермия. Один из них входит в центральную клетку, второй — в яйцеклетку, где и вступают в контакт с женскими ядрами. Объединение гамет осуществляется по премитотическому типу (рис. 3, *1*). Наблюдалось вхождение дополнительной пыльцевой трубки в зародышевый мешок, при этом разрушалась вторая синергида, а спермии находились в пространстве между яйцеклеткой и центральной клеткой или в центральной клетке около уже оплодотворенного центрального ядра.

Зиготогенез довольно длителен, до трех недель. За это время зигота значительно увеличивается и удлиняется, в ней накапливается крахмал, вся базальная часть клетки занята вакуолью (рис. 3, *2*, *3*).

Зигота делится поперечной перегородкой на 2 неравные клетки — крупную базальную и маленькую апикальную (рис. 3, *4*). Тетрада проэмбрио-Т-образная. Подробно эмбриогенез не исследован и не классифицирован, так как из-за жестких покровов не удалось получить качественные срезы и проследить все последовательные стадии развития зародыша. Зрелый зародыш прямой, дифференцированный, с продолговатыми семядолями и цилиндрическим гипокотилем, занимает большую часть семени, бесхлорофилльный.

Эндосперм целлюлярный. Первичное ядро эндосперма делится задолго до деления зиготы. Первые перегородки закладываются поперечно длинной оси зародышевого мешка (рис. 3, *2*), следующие — в различных направлениях (рис. 3, *3*, *4*). В зрелом семени эндосперм сохраняется, содержит запасной крахмал.

Обсуждение результатов

Эмбриологическое исследование *D. involucrata* выявило целый ряд ранее неизвестных для этого вида признаков, что позволило дать почти полную эмбриологическую характеристику семейства и сравнить ее с характеристиками семейств, с которыми сближали сем. *Davidiaceae*.

Род *Davidia* в ранге сем. *Davidiaceae* (Тахтаджян, 1966, 1987; Dahlgren, 1980, 1983; Takhtajan, 1980, 1986) или чаще всего, в том числе и в некоторых современных системах (Cronquist, 1981; Thorne, 1983), в качестве подсем. *Davidioideae* сем. *Nyssaceae* включается в пор. *Cornales*. По разным признакам род *Davidia* сближается с семействами *Nyssaceae* и *Alangiaceae* (Horne, 1909), с *Nyssaceae* и *Cornaceae* (Eyde, 1967; Takhtajan, 1980).

Эмбриологические характеристики семейств пор. *Cornales*, составленные по совокупности имеющихся литературных данных и материалов оригинальных исследований авторов («Сравнительная эмбриология цветковых растений», т. 4), представляют ту фактическую основу, располагая которой можно провести сравнительный анализ эмбриологических признаков упомянутых выше семейств.

По признакам мужских эмбриональных структур сем. *Davidiaceae* отличается от сем. *Nyssaceae* (Коробова, 1987) меньшим числом слоев в сформированной стенке гнезда пыльника (5—7 против 6—9), нерегулярно-двуслойным тапетумом (в отличие от однослойного), 3-слойной стенкой зрелого пыльника (эпидерма, фиброзный эндотеций, средний слой) в отличие от 2-слойной (эпидерма, фиброзный эндотеций). В то же время все эти признаки являются сходными у *Davidiaceae* и *Cornaceae* (Алимова, 1987б), а многослойная спорогенная ткань. симультанный тип образования тетрад микроспор, одиночные 2-клеточные зрелые пыльцевые зерна — признаки, общие для всех трех семейств. Однако у *Davidiaceae* отмечается большее разнообразие типов тетрад микроспор, а также наличие пентад и полиад, что несвойственно *Nyssaceae* и *Cornaceae*.

По признакам женских эмбриональных структур сем. *Davidiaceae* отличается от сем. *Nyssaceae* типом нуцеллуса (крассинуцеллятная в отличие от тенуинуцеллятной семяпочки), линейной тетрадой мегаспор (у *Nyssaceae* она Т-образная), наличием интегументального тапетума. Следует отметить, однако, что в отношении последнего признака, как и в отношении наличия нуцеллярного колпачка, нет единого мнения: Sh. R. Tandon и I. M. Herr (1971) отмечают их присутствие у видов рода *Nyssa*, в то время как P. R. Mohana Rao (1972) указывает на их отсутствие у *N. sylvatica*. Тип семяпочки (анатропная), число интегументов (один), длинное микропиле, наличие проводящего пучка, идущего в халазу, — признаки, общие для всех трех сравниваемых семейств. В сем. *Cornaceae* отмечено также наличие гемитропной семяпочки, красси- и тенуинуцеллятных семяпочек, линейных и Т-образных тетрад мегаспор, одно- и многоклеточного археспория, моно- и тетраспорического зародышевого мешка, что в некоторой степени как бы обобщает признаки и *Davidiaceae* и *Nyssaceae*, говорит о большем разнообразии их внутри семейства. У всех трех семейств развитие зародышевого мешка происходит по Polygonum-типу, однако у *Nyssaceae* отмечался еще и Allium-тип, а у *Cornaceae* — Fritillaria-тип и 2 формы Drusa-типа. Морфологически зародышевые мешки отличаются по форме и размерам. У *Davidiaceae* он узкий и длинный, у *Nyssaceae* и *Cornaceae* — овальный и широкий. У *Nyssaceae* эфемерные синергиды и антиподы, у *Davidiaceae* интактная синергида сохраняется в процессе зиготогенеза, антиподы многоядерные или образуют многоклеточный комплекс, длительно существуют. У *Cornaceae* антиподы варьируют по форме. Оплодотворение у всех представителей этих семейств порогамное, двойное, премитотического типа. Эндосперм у *Davidiaceae* и *Cornaceae* целлюлярный, у *Nyssaceae* нуклеарный (Mohana Rao, 1972), но имеются сообщения и о целлюлярной эндосперме в этом семействе (Tandon, Herr, 1971). Эмбриогенез ни в одном из этих семейств достаточно не изучен и не классифицирован. Зрелый зародыш у всех крупный, прямой, дифференцированный. У *Davidiaceae* он не содержит хлорофилла, у *Cornaceae* — хлорофиллоносный. В семени присутствует эндосперм. В случае, когда в семяпочке *Davidia* наблюдается многоклеточный археспорий (Horne, 1909), образуются дополнительные зародышевые мешки; это явление отмечено и у некоторых *Cornaceae*.

Сем. *Alangiaceae* (Алимова, 1987а) отличается от *Davidiaceae* довольно значительным набором признаков: основным типом формирования стенки гнезда пыльника, отсутствием фиброзных утолщений в эндотеции, структурой стенки зрелого пыльника, в которой сохраняется только эпидерма. Интегумент в семяпочке более массивен (до 25—28 слоев по сравнению с 10—12), проводящий пучок входит в интегумент и доходит до микропиле (у *Davidia* — только до халазы). Полярные ядра не сливаются до оплодотворения, антиподы чаще эфемерны, эндосперм нуклеарный, хотя отмечены случаи и целлюлярного. Зародыш содержит хлорофилл.

Таким образом, по совокупности эмбриологических признаков сем. *Davidiaceae* более близко к сем. *Cornaceae*, чем к семействам *Nyssaceae* и *Alangiaceae*. Каждое из этих семейств обладает своими индивидуальными чертами, что говорит об их самостоятельности в этом ранге.

Следует отметить, что сем. *Nyssaceae*, как и другие семейства порядка, до сих пор малоизученные, еще требует дополнительных исследований, особенно по вопросам, которые остаются дискуссионными. Это необходимо и для окончательного выяснения филогенетических связей внутри порядка, и для его сравнительного анализа по эмбриологическим признакам.

По некоторым признакам род *Davidia* сравнивался с сем. *Araliaceae* (Тахтаджян, 1966) и сем. *Actinidiaceae* (Markgraf, 1963). Как показывают эмбриологические признаки, сем. *Araliaceae* (Анисимова, 1987) отличается от *Davidiaceae*

4-слойной стенкой гнезда пыльника, гетероморфным тапетумом с многоядерными клетками, развитием фиброзных слоев не только с наружной, но и с внутренней стороны гнезд пыльников, 2-слойной, а иногда 1-слойной (только эндотеций) стенкой зрелого пыльника, 3-клеточными пыльцевыми зернами (хотя у некоторых видов отмечены и 2-клеточные), наличием тенуинуцеллятных (наряду с крассинуцеллятными) семяпочек (*Aralia*), только 1-клеточным археспорием, эфемерными антиподами, нуклеарным эндоспермом, наличием наряду с дифференцированными недифференцированных зародышей.

В связи с таким значительным количеством отличительных признаков сближать сем. *Davidiaceae* с сем. *Araliaceae* не представляется возможным.

Что же касается сем. *Actinidiaceae*, то здесь действительно наблюдаются довольно большое сходство в эмбриологических признаках и идентично протекающие многие процессы, особенно в развитии мужских эмбриональных структур (Фрейберг, 1983). Однако структуры эти различаются морфологически. Основными отличительными чертами от сем. *Davidiaceae* являются тенуинуцеллятная семяпочка с нуцеллусом, представленным одним эпидермисом, рано разрушающимся; эфемерные антиподы; целлюлярный с гаусториями эндосперм (Vijayaraghavan, 1965); полиэмбриония, отмеченная в роде *Actinidia*, и маленький зародыш в семени. Наличие тенуинуцеллятной семяпочки с интегументальным тапетумом, окружающим только 2/3 зародышевого мешка со стороны халазы, а главное — эндоспермальных гаусторий оправдывает положение сем. *Actinidiaceae* в пор. *Ericales*, всем семействам которого присущи эти признаки в отличие от семейств пор. *Cornales*, в том числе и *Davidiaceae*, что исключает возможность их сближения.

Таким образом, эмбриологические признаки, как и строение соцветия, и другие особенности рода *Davidia* (Тахтаджян, 1966), подтверждают самостоятельность сем. *Davidiaceae* в пор. *Cornales*.

Авторы искренне благодарны Л. М. Ефремовой за помощь в приготовлении препаратов.

ЛИТЕРАТУРА

Алимова Г. К. Семейство *Alangiaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae—Asteraceae*. Л.: Наука, 1987а, с. 15—18. — *Алимова Г. К.* Семейство *Cornaceae*. — Там же, 1987б, с. 18—21. — *Анисимова Г. М.* Семейство *Araliaceae*. — Там же, 1987, с. 30—35. — *Коробова С. Н.* Семейство *Nyssaceae*. — Там же, 1987, с. 12—15.— *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Фрейберг Т. Е.* Семейство *Actinidiaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Phytolaccaceae — Thymelaeaceae*. Л.: Наука, 1983, с. 193—197. — *Шевченко С. В.*, *Камелина О. П.* Семейство *Davidiaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae—Asteraceae*. Л.: Наука, 1987, с. 7—12. — *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants; New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p. — *Dahlgren R. M. T.* A revised system of classification of the angiosperms. — Bot. J. Lin. Soc., 1980, vol. 80, N 2, p. 91—124. — *Dahlgren R. M. T.* General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 119—149. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. New York etc.: Wiley a. Sons, 1966. 528 p. — *Eyde R. H.* The peculiar gynoecial vasculature of *Cornaceae* and its systematic significance. — Phytomorphology, 1967, vol. 17, N 2, p. 172—182. — *Horne A. S.* The structure and affinities of *Davidia involucrata* Baill. — Trans. Lin. Soc. Lond., 2 ser. Bot., 1909, vol. 7, p. 303—326. — *Markgraf F.* Die phylogenetische Stellung der Gattung *Davidia*. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1963, Bd 76, Sondernummer, S. 63—69.— *Mohana Rao P. R.* Embryology of *Nyssa sylvatica* and systematic consideration on the family *Nyssaceae*. — Phytomorphology, 1972, vol. 22, N 1, p. 8—21. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—352. — *Takhtajan A. L.* Floristic regions of the world. Berkeley etc.: Univ. California Press, 1986. 552 p. — *Tandon Sh. R.*, *Herr J. M.* Embryological features of taxonomic significance in the genus *Nyssa*. — Can. J. Bot., 1971, vol. 49, N 4, p. 505—514. — *Thorne R. F.* Proposed new realignments in the angiosperms. — Nord. J. Bot., 1983, vol. 3, N 1, p. 85—117.— *Vijayaraghavan M. R.* Morphology and embryology of *Actinidia polygama* Franch. and Sav. and systematic position of the family *Actinidiaceae.* — Phytomorphology, 1965, vol. 15, N 3, p. 224—235.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 21 IV 1987.

УДК 581.3 : 582.936

Бот. журн., т. 73, № 2

И. И. Шамров

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *GENTIANACEAE*

I. I. SHAMROV. OVULE DEVELOPMENT AND STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF EMBRYO SAC IN SOME MEMBERS OF THE *GENTIANACEAE* FAMILY

У *Gentiana cruciata*, *G. lutea*, *Gentianopsis barbata* семяпочки анатропные, у *Gentianella lingulata* — гемитропные, тенуинуцеллятные, с одним интегументом и коротким фуникулусом, на котором у *G. lutea* формируется обтуратор. Интегумент 5—7-слойный и лишь у *G. lutea* состоит из 15—20 слоев клеток. Интегументальный тапетум не образуется. Археспорий преимущественно 1-клеточный, преобразуется в мегаспороцит без отделения кроющей клетки. Зародышевый мешок моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры линейной тетрады по Polygonum-типу. Внесены некоторые коррективы в структуру зародышевого мешка представителей сем. *Gentianaceae.* После завершения клеткообразования в зародышевом мешке в антиподах происходят деления, приводящие у *G. cruciata* и *G. lingulata* не только к увеличению общего числа клеток, но и ядер в них. Антиподы становятся 2-ядерными, у *G. barbata* — многоядерными. Затем ядра в антиподах объединяются, что по времени совпадает со слиянием полярных ядер. В зрелом зародышевом мешке *G. lutea* синергиды с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом, у *G. cruciata* и *G. lingulata* — только с крючковидными выростами, у *G. barbata* эти образования не обнаружены. Антиподы 1-ядерные, с диплоидными ядрами, кроме *G. barbata* (ядра полиплоидные); их 3 у *G. lutea*, *G. barbata*, 6 у *G. cruciata* и 9—12 у *G. lingulata.* Они существуют до первых стадий эмбриогенеза. Наличие гемитропных семяпочек и своеобразная форма зрелого зародышевого мешка, в котором более 9 антипод, позволяют согласиться с мнением систематиков о выделении рода *Gentianella* из рода *Gentiana.*

Несмотря на наличие довольно обширной литературы по эмбриологии горечавковых (*Gentianaceae*), более или менее подробно изучены лишь немногие представители. При этом многие вопросы развития эмбриональных структур, в частности пыльника и семяпочки, оставались до сих пор недостаточно исследованными. В предыдущем сообщении (Шамров, 1986) на примере *Gentiana lutea* были рассмотрены особенности строения пыльника, гнезда которого за счет своеобразной структуры тапетума оказываются септированными.

В настоящей статье представлены результаты исследования по развитию семяпочки и формированию зародышевого мешка. Анализ имеющихся данных показал, что строение семяпочки у представителей сем. *Gentianaceae* характеризуется как общими, так и отличительными чертами. Оказалось, что некоторые авторы, учитывая главным образом ранние стадии, не совсем точно определяют тип семяпочки. Интересным моментом, заслуживающим пристального внимания, является большое разнообразие в морфологии, структуре, числе и времени существования антипод у разных видов семейства, что несомненно может быть использовано при обсуждении некоторых аспектов структурно-функциональной эмбриологии растений. Следует отметить, что в работах по сем. *Gentianaceae* строение антипод часто дается либо только после завершения клеткообразования в зародышевом мешке, либо перед оплодотворением, при этом из поля зрения почти выпали промежуточные стадии.

Исходя из этого нами было предпринято исследование по развитию семяпочки и особенностям строения зародышевого мешка у некоторых видов сем. *Gentianaceae*.

Материал и методика исследования

Объектами исследования явились *Gentiana cruciata*, *G. lutea*, *Gentianella lingulata* (=*Gentiana lingulata*), *Gentianopsis barbata* (=*Gentiana barbata*). Материал собран в течение 1983—1984 гг. на территории Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (*G. cruciata*, *G. lutea*), в местах естественного произрастания (окрестности с. Елизаветина Волосовского р-на Ленинградской обл.) (*G. lingulata*), а также во время совместной советско-монгольской биологической экспедиции в 1983 г. на территории МНР (долина р. Орхон) (*G. barbata*).

Бутоны и цветки с завязями на разных стадиях развития фиксировали в смеси FAA и обрабатывали по общепринятой цитоэмбриологической методике. Исследование проводили на продольных срезах толщиной 10—12 мкм. Препараты окрашивали генцианвиолетом, по Ньютону; сафранином, по Кертису; фуксин-сернистой кислотой, по Фельгену; гематоксилином, по Гейденгайну. Для подкраски клеточных оболочек и цитоплазмы использовали алциановый синий; гематоксилин, по Эрлиху; оранж «Ж» в гвоздичном масле; светлый зеленый и эозин. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7У на микроскопе МББ-1А.

Результаты исследования

В цветке изученных представителей сем. *Gentianaceae* гинецей паракарпный состоит из 2 плодолистиков; завязь верхняя, одногнездная, с большим числом семяпочек, возникающих на париетальных плацентах.

Развитие семяпочки. Подробно изучено у *Gentiana cruciata* и *G. lutea*. Семяпочки у этих видов первоначально имеют вид небольших продолговатой формы меристематических бугорков. В процессе развития они изгибаются, что совпадает с моментом заложения интегумента и дифференциацией археспория (рис. 1, *1*, *3*; 2, *1*). У *G. cruciata* и *G. lutea* к началу мейоза почти полностью завершается поворот семяпочек в анатропное положение (рис. 1, *4*; 2, *2*). Сформированная анатропная семяпочка присуща также *Gentianopsis barbata*, в то время как у *Gentianella lingulata* она гемитропная (рис. 3, *2*).

У исследованных видов семяпочки тенуинуцеллятные, с одним интегументом и фуникулусом. Нуцеллус, представленный одним слоем в микропилярной части семяпочки (рис. 1, *4—8*; 2, *2—4*), с началом развития зародышевого мешка проявляет признаки дегенерации (рис. 1, *9*; 2, *5*) и к стадии образования 4-ядерного зародышевого мешка полностью исчезает (рис. 1, *10—13*; 2, *6*, *7*).

Интегумент семяпочки довольно мощный у *G. lutea* (15—20 слоев клеток), в то время как у других видов он 5—7-слойный. Отметим, что клетки наружной эпидермы интегумента крупнее других, особенно у *G. barbata*; у *G. lutea* они часто 2-ядерные. У *G. barbata* интегумент в апикальной части состоит из 2—3, а у *G. lingulata* из 9 слоев клеток, образуя оперкулум. Интегументальный тапетум не формируется. Микропиле очень узкое и длинное, составляет 1/4 длины семяпочки у *G. barbata* и *G. lingulata*, 1/3 — у *G. cruciata*, 1/2 — у *G. lutea*. Фуникулус короткий (рис. 1, *19*; 2, *11*; 3, *2*), на котором у *G. lutea* формируется обтуратор (рис. 1, *19*). Проводящий пучок в семяпочке не дифференцируется.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. В субэпидермальном слое нуцеллуса обычно дифференцируется одна (рис. 1, *1*; 2, *1*), реже 2 археспориальные клетки (рис. 1, *2*). Археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит без отделения кроющей клетки.

Мегаспороцит удлиненной формы (рис. 1, *4*, *5*; 2, *2*), у *G. lutea* со слегка расширенным базальным и суженным апикальным концами. Веретена первого и второго делений мейоза несколько смещены от центра клетки в апикальную часть, в результате чего клетки диады, а затем тетрады оказываются неравными по величине. Самой крупной является халазальная мегаспора (рис. 1, *5—8*; 2, *3—5*). У *G. lutea* деления в клетках диады происходят, как правило, одновременно, а заложение перегородок — только в поперечном направлении, что приводит к образованию линейной тетрады мегаспор (рис. 1, *5—8*). У *G. cruciata* в диаде сначала чаще всего делится нижняя, а затем верхняя клетка, причем веретено деления и заложение перегородки в последней ориентированы наклонно. Однако в итоге и у этого вида тетрада мегаспор линейная. При образовании тетрад мегаспор после стадии диады наблюдается отложение каллозного слоя в оболочках клеток (рис. 1, *7*; 2, *4*).

Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры. Остальные мегаспоры тетрады дегенерируют и после стадии 4-ядерного зародышевого мешка не выявляются. Халазальная мегаспора постепенно увеличивается в размерах и становится сильновакуолизированной. Ядро располагается почти в ее центре (рис. 1, *9*; 2, *5*). В результате первого деления (рис. 1, *10*) образуется 2-ядерный зародышевый мешок; ядра расходятся к полюсам, а между ними возникает большая центральная вакуоль (рис. 1, *11*; 2, *6*). В дальнейшем ядра делятся (рис. 1, *12*) и формируется 4-ядерный зародышевый мешок (рис. 1, *13*; 2, *7*). После третьего деления в зародышевом мешке происходит клеткообразование с формированием элементов яйцевого аппарата, антипод и центральной клетки (рис. 1, *15—18*; 2, *9*, *10*). Развитие зародышевого мешка сопровождается значительным его ростом главным образом в длину. Так, у *G. lutea* длина 2-ядерного зародышевого мешка увеличивается почти в 3 раза, 4-ядерного — в 5 и зрелого зародышевого мешка в 8 раз по сравнению с халазальной мегаспорой.

У изученных видов после стадии клеткообразования обнаружены различия в особенностях формирования элементов зародышевого мешка.

У *G. lutea* сформированный зародышевый мешок представлен тремя клетками яйцевого аппарата, морфологически не различимыми сначала на яйцеклетку и синергиды, а также центральной клеткой с двумя полярными ядрами и тремя 1-ядерными антиподами (рис. 1, *14*). В процессе развития зародышевого мешка полярные ядра постепенно перемещаются к яйцевому аппарату, а в антиподах происходят деления без цитокинеза и они становятся 2-ядерными (рис. 1, *15*). В дальнейшем в зародышевом мешке наблюдается дифференциация элементов яйцевого аппарата. Синергиды приобретают грушевидную форму, в них выявляются крючковидные выросты и нитчатый аппарат; в каждой клетке ядро находится в центральной, а вакуоль в ее апикальной частях. Яйцеклетка также грушевидная с ядром в верхней и вакуолью в нижней частях. На этой стадии полярные ядра еще не объединились, а антиподы 2-ядерные (рис. 1, *16*). По мере созревания зародышевого мешка антиподы увеличиваются в размерах, ядра в них сливаются, что по времени совпадает с объединением полярных ядер в центральной клетке (рис. 1, *17*). Иногда антипод образуется не 3, а 4. Зрелый зародышевый мешок несколько расширен в микропилярной и сужен в халазальной частях. Он состоит из яйцеклетки, двух синергид (все гаплоидные), центральной клетки и трех антипод с диплоидными ядрами (у последних ядра слегка лопастные) (рис. 1, *17*, *18*).

У *G. cruciata* сформированный зародышевый мешок такого же строения, как у *G. lutea* (рис. 2, *8*). В ходе развития полярные ядра перемещаются в центр за-

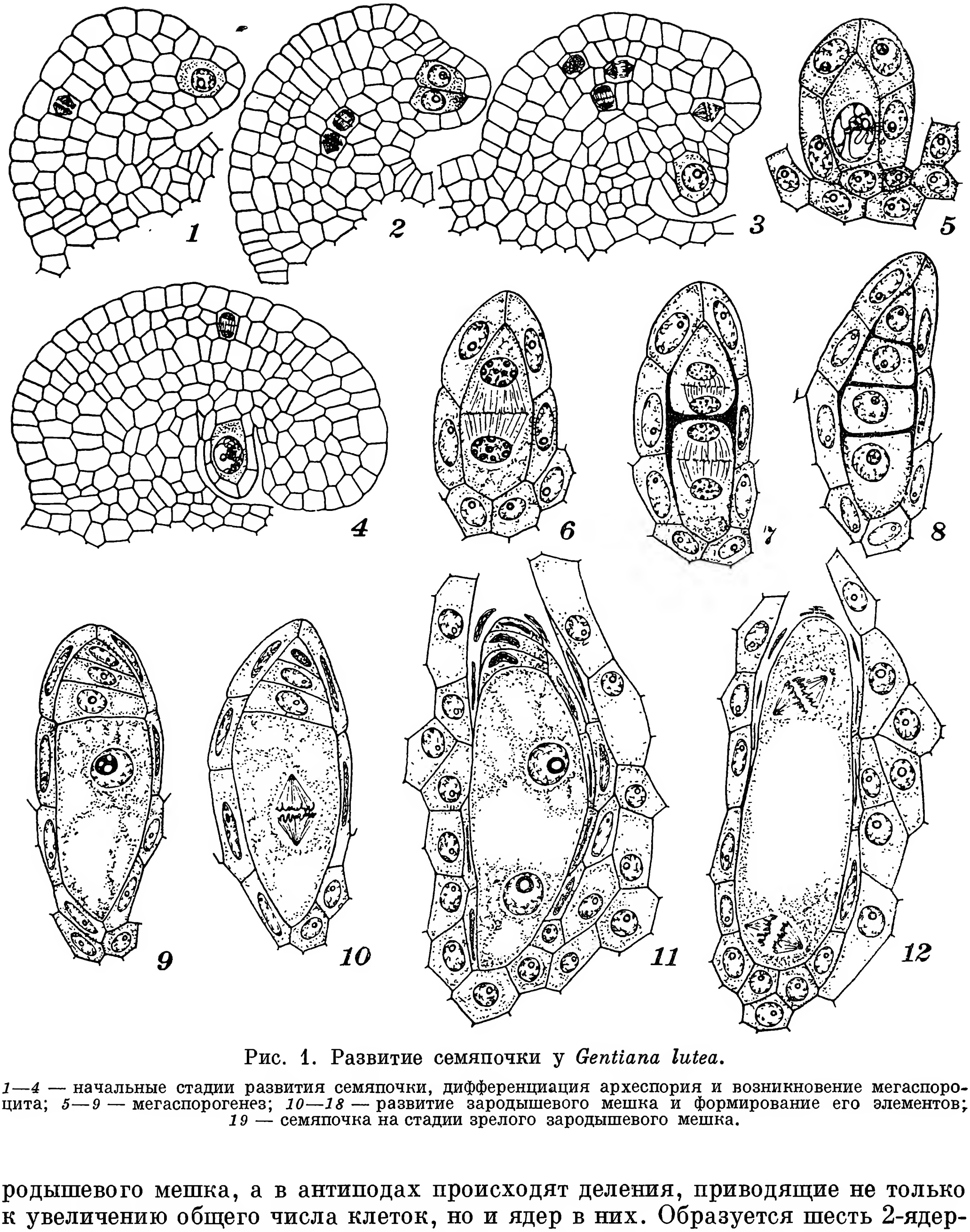


Рис. 1. Развитие семяпочки у *Gentiana lutea*.

1—4 — начальные стадии развития семяпочки, дифференциация археспория и возникновение мегаспороцита; *5—9* — мегаспорогенез; *10—18* — развитие зародышевого мешка и формирование его элементов; *19* — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка.

родышевого мешка, а в антиподах происходят деления, приводящие не только к увеличению общего числа клеток, но и ядер в них. Образуется шесть 2-ядерных антипод (рис. 2, *9*). В центральной клетке в это время полярные ядра еще не объединились, но элементы яйцевого аппарата уже дифференцированы. Ядра в антиподах и полярные ядра постепенно сливаются. Объединившееся ядро центральной клетки находится вблизи яйцеклетки и синергид. Зрелый зародышевый мешок удлиненно-овальной формы, состоит из яйцеклетки, двух синергид с крючковидными выростами, центральной клетки и шести антипод с диплоидными ядрами (рис. 2, *10*).

У *G. lingulata* зрелый зародышевый мешок яйцевидной формы, причем в более широкой части находятся антиподы. Синергиды с крючковидными выро-

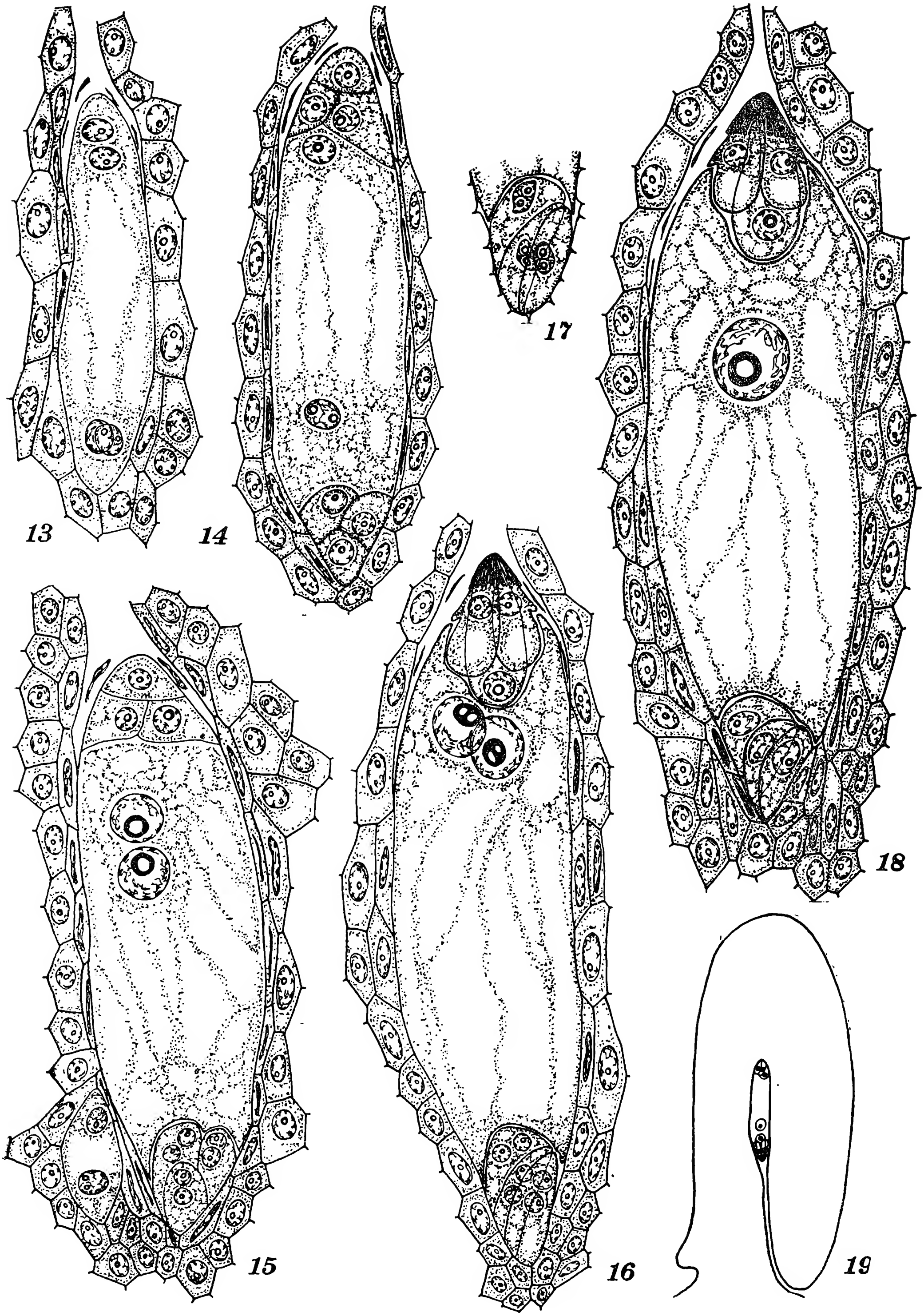


Рис. 1 (*продолжение*).

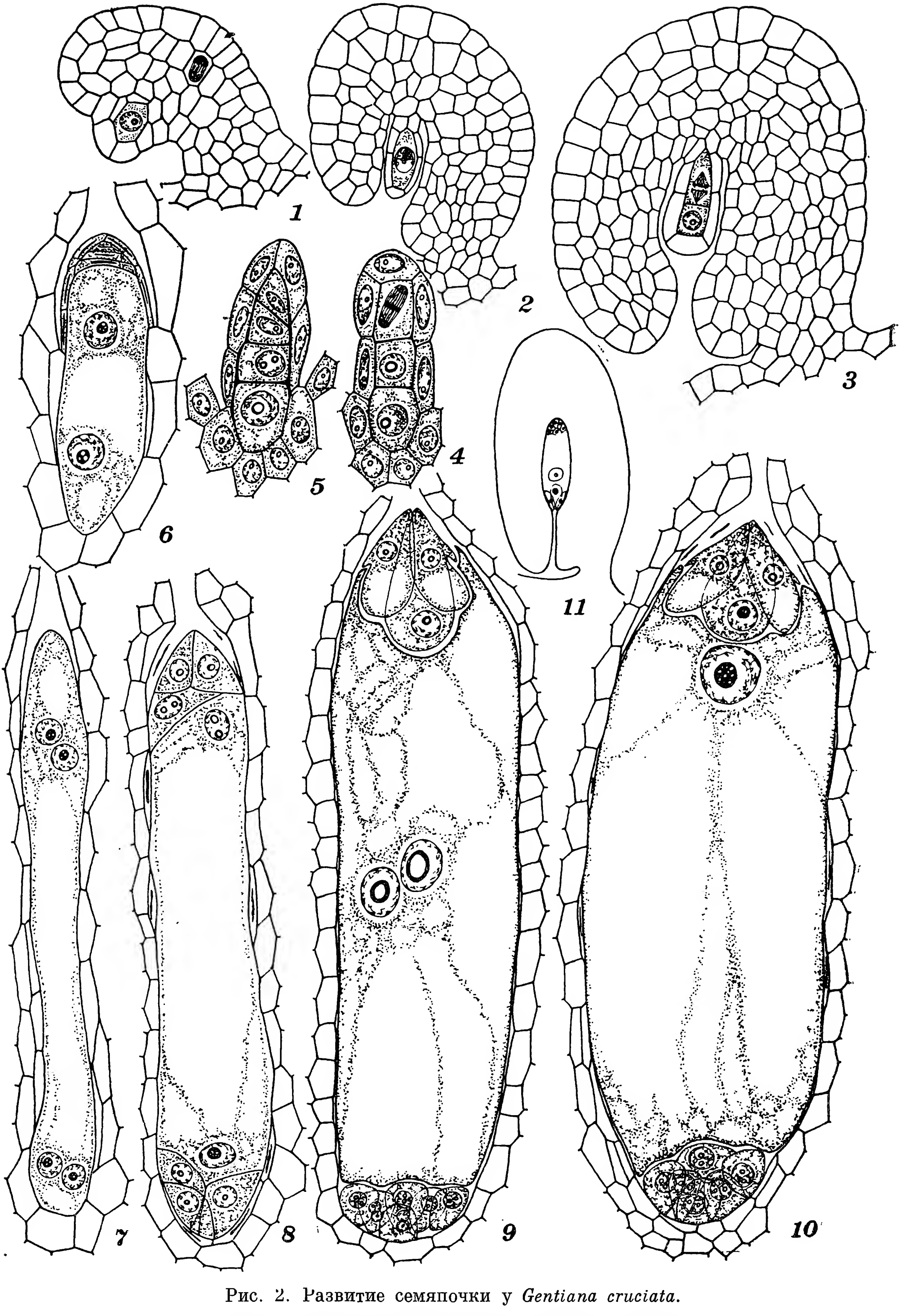


Рис. 2. Развитие семяпочки у *Gentiana cruciata*.

1—3 — ранние стадии развития семяпочки, дифференциация археспория и начало мегаспорогенеза; *4, 5* — образование тетрады мегаспор; *6—10* — развитие зародышевого мешка и формирование его элементо
11 — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка.

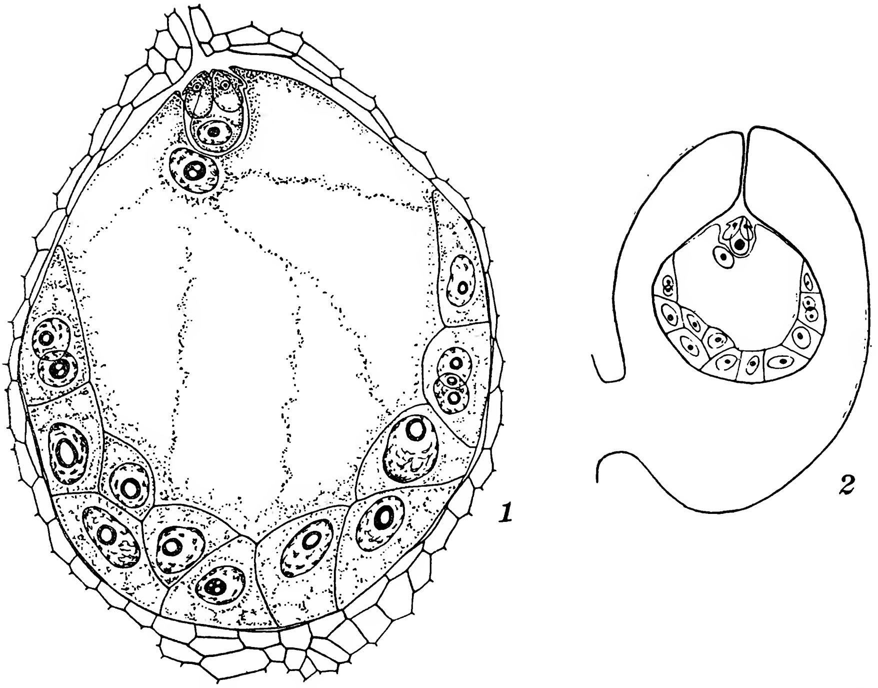


Рис. 3. Зрелый зародышевый мешок (*1*) и семяпочка на этой стадии развития (*2*) у *Gentianella lingulata*.

стами, нитчатый аппарат не выявлен. В зародышевом мешке образуется 9—12 довольно крупных антипод с диплоидными ядрами, верхняя граница которых лежит на уровне ядра центральной клетки (рис. 3, *1*).

У *G. barbata* зрелый зародышевый мешок расширен в халазальной и сужен в микропилярной частях. В синергидах не обнаруживаются ни крючковидные выросты, ни нитчатый аппарат. Антипод 3, каждая из которых с одним крупным полиплоидным ядром (рис. 4).

Отметим, что антиподы у изученных видов существуют продолжительное время и сохраняются до первых стадий эмбриогенеза.

Таким образом, зародышевый мешок у исследованных видов моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры линейной тетрады по Polygonum-типу. Полярные ядра сливаются до оплодотворения. Большое разнообразие в числе и структуре присуще антиподам. В строении синергид обнаружены различия, касающиеся наличия или отсутствия крючковидных выростов и нитчатого аппарата.

Обсуждение результатов исследования

Сем. *Gentianaceae* насчитывает более 80 родов и около 1000 видов (Письяукова, 1981; Тахтаджян, 1987), среди которых наряду с типичными автотрофами (*Gentiana*, *Swertia* и др.) есть паразитные растения (*Bartonia*, *Cotylanthera*, *Voyria*, *Voyriella* и др.). Эмбриологически подробно изучены лишь немногие виды.

Анализ литературных (Johow, 1885; Svedelius, 1902; Guérin, 1903; Stolt, 1921, 1927; Vijayaraghavan, Padmanabhan, 1969; Drexler, Hakki, 1979; Rao, Nagaraj, 1982; Lakshminarayana, Maheshwari Devi, 1985, и др.) и собственных данных показал, что большинству исследованных видов свойственны анатропные семяпочки. Однако у *Halenia elliptica* (Stolt, 1921) и *Voyriella parviflora* (Öhler, 1927) они ортотропные, у *Comastoma tenellum* (=*Gentiana tenella*)

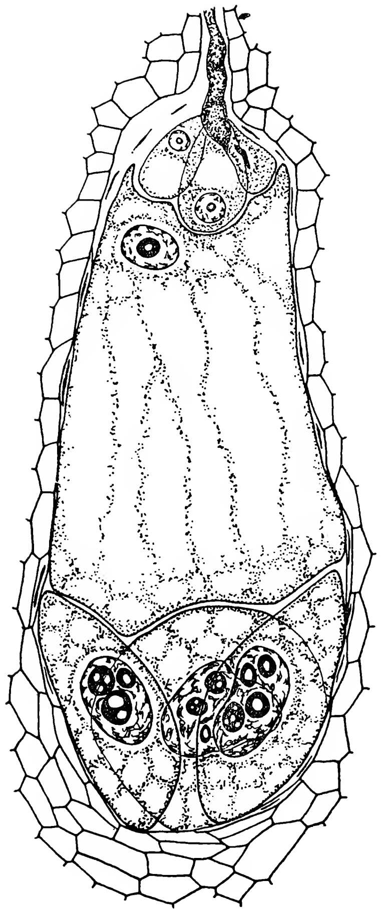


Рис. 4. Зародышевый мешок *Gentianopsis barbata* после оплодотворения.

(Guérin, 1903; Stolt, 1921) гемитропные. У *Corylanthera tenuis* данные о типе семяпочки противоречивы. Семяпочки у этого вида были описаны сначала как ортотропные (Figdor, 1897). По данным E. Öhler (1927), у *C. tenuis*, а также *Leiphaimos spectabilis* в средней части завязи семяпочки анатропные, а в нижней и верхней частях ортотропные. Отметим также, что у *Enicostemma littorale* (Srinivasan, 1941) семяпочка охарактеризована как анатропная, в то время как на рисунках к работе она представлена как гемитропная.

У горечавковых семяпочки тенуинуцеллятные, с одним интегументом. Интегументальный тапетум не формируется. У некоторых паразитных представителей семейства (*C. tenuis*, виды рода *Voyria* — Johow, 1889; Öhler, 1927) семяпочки лишены интегумента, однако у них развивается нуцеллярный колпачок. В семяпочках с интегументом его заложение происходит перед мейозом в мегаспороците. Толщина интегумента варьирует от 2—3 слоев у *Gentianopsis ciliata* (=*Gentiana ciliata*), 4—5 у *Swertia minor*, 8—10 у *Gentianella campestris* (=*Gentiana campestris*) до 15—20 у *G. lutea*. Микропиле у *S. carolinensis* (McCoy, 1949) изогнутое, близко подходит к плаценте. Нуцеллус однослойный вокруг мегаспороцита, с началом развития зародышевого мешка его клетки дегенерируют. У *S. longifolia* (Jacobson-Paley, 1920) и, вероятно, у *H. elliptica* (Stolt, 1921) семяпочка с гипостазой.

Проводящий пучок в семяпочке изученных нами видов не дифференцируется, что отмечалось также ранее для других представителей семейства. По данным K. Stolt (1921), проводящая система завязи представлена шестью пучками и заканчивается в плацентах, не заходя в семяпочки. Отсутствие или слабое развитие проводящей системы в семяпочке — характерная черта, присущая сем. *Gentianaceae* (Corner, 1976).

Археспориальная клетка, реже их 2 (*Centaurium ramosissimum* — Vijayaraghavan, Padmanabhan, 1969; *G. lutea* — наши данные), преобразуется в мегаспороцит без отделения кроющей клетки. Тетрада мегаспор преимущественно линейного типа.

Зародышевый мешок развивается из халазальной, реже микропилярной (*L. spectabilis* — Johow, 1895; *C. tenuis* — Figdor, 1897) мегаспоры тетрады по Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок у большинства видов семейства удлиненной формы, расширен в микропилярной, у *G. barbata* (наши данные) — в халазальной частях. У представителей рода *Gentianella* (Guérin, 1903; Stolt, 1921; наши данные) он яйцевидной формы, постепенно расширяется в направлении микропиле—халаза. Яйцеклетка и синергиды грушевидные. Наличие крючковидных выростов в синергидах отмечалось ранее только для *C. ramosissimum* (Vijayaraghavan, Padmanabhan, 1969) и, по-видимому, судя по рисункам, можно предполагать у *G. campestris* (Stolt, 1921). Исследование, проведенное нами, показало, что у *G. lutea* синергиды с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом, у *G. cruciata* и *G. lingulata* — только с крючковидными выростами, у *G. barbata* эти образования не обнаружены. У большинства видов полярные ядра сливаются до оплодотворения всегда около яйцеклетки и синергид. У *Blackstonia perfoliata* (=*Chlora perfoliata*), *Centaurium erythraea* (=*Erythraea centaurium*), *Exacum affine* (Stolt, 1921) полярные ядра перед оплодотворением находятся лишь в контакте.

Представителям сем. *Gentianaceae* присуще большое морфологическое разнообразие антипод. Stolt (1921, 1927) на основании собственных и литературных данных (Hofmeister, 1858; Billings, 1901; Guérin, 1903) выделил в семействе 3 группы антипод, различающихся по структуре, времени существования и числу клеток: 1) антиподы 1-ядерные слаборазвитые, дегенерируют до оплодотворения; их число может быть постоянно 3 (*Gentiana prostrata*) либо 3—9 (*Gentiana asclepiadea*, *G. cruciata*, *G. lutea*, *G. nivalis*, *G. straminea*, *G. tibetica*, *G. walujewii*); 2) антиподы 1-ядерные, хорошо развитые, дегенерируют после оплодотворения, всегда в числе 3 (*Chlora perfoliata*, *Erythraea centaurium*, *Exacum affine*, *Gentianopsis ciliata*, *Gentiana crinita*, *G. pneumonanthe*); 3) антиподы многоядерные, сильноразвитые, сохраняются на первых стадиях эмбриогенеза; их число 3 (*H. elliptica*, *S. longifolia*) либо 6 (*Gentiana tenella*), либо больше 6 (*Gentianella amarella*, *G. campestris*, *G. germanica*, *G. uliginosa*). Следует отметить, что данные по формированию антипод как клеток, числу и состоянию ядер в них довольно фрагментарны и порою не совсем точны. Из описанных выше 3 групп выделим виды, изученные нами. Согласно P. Guérin (1903), у *G. lutea* и *G. cruciata* антиподы слаборазвитые, дегенерируют до оплодотворения; их число 3—8 у *G. cruciata* и 3—9 у *G. lutea*. Однако это не согласуется с нашими данными. Нам удалось последовательно проследить этапы клеткообразования и дифференциации клеток в зародышевом мешке и установить, что для *G. cruciata*, *G. lutea*, а также *Gentianella lingulata* и *Gentianopsis barbata* характерны одноядерные антиподы с диплоидными (у *G. barbata* полиплоидными) ядрами. Их число 3 у *G. barbata*, *G. lutea*, 6 у *G. cruciata* и 9—12 у *G. lingulata*. Антиподы существуют после оплодотворения и обнаруживают признаки дегенерации с началом эмбриогенеза. Укажем на строение антипод для видов, изученных после выхода в свет работ Stolt. Антиподы 1-ядерные, в числе 3 у *Enicostemma littorale* (Srinivasan, 1941), *S. carolinensis* (у последнего они дегенерируют до оплодотворения — McCoy, 1949), *Hoppea dichotoma* (дегенерируют сразу же после оплодотворения — Arekal, 1961), *Canscora decussata*, *C. diffusa*, *Exacum bicolor*, *E. petiolare*, *E. pumilum* (Maheshwari Devi, 1962), *Centaurium ramosissimum* (дегенерируют после образования двух ядер в эндосперме — Vijayaraghavan, Padmanabhan, 1969), *Hoppea fastigiata* (сохраняются до 2-ядерной стадии эндосперма — Sankara Rao, 1984), 6—8 у *S. minor* (Rao, Nagaraj, 1982).

Таким образом, полученные нами результаты по видам, ранее практически не исследованным, вносят некоторые коррективы в характеристику строения семяпочки и зародышевого мешка у представителей сем. *Gentianaceae*. Кроме того, эмбриологические данные подтверждают самостоятельность выделенного из *Gentiana* s. l. рода *Gentianella*, представители которого (*G. amarella*, *G. campestris*, *G. lingulata*, *G. uliginosa* — Guérin, 1903; Stolt, 1921; наши данные) отличаются от видов рода *Gentiana* гемитропными семяпочками, яйцевидной формой зрелого зародышевого мешка, имеющего более девяти 2- или многоядерных антипод с верхней границей на уровне ядра центральной клетки.

ЛИТЕРАТУРА

Письякова В. В. Семейство горечавковые (*Gentianaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 2. М.: Просвещение, 1981, с. 365—370. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Шамров И. И.* Развитие пыльника у *Gentiana lutea* (*Gentianaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 6, с. 733—739. — *Arekal G. D.* Contribution to the embryology of *Hoppea dichotoma.* — Canad. J. Bot., 1961, vol. 39, N 5, p. 1001—1006. — *Billings F. H.* Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. — Flora, 1901, Bd 88, S. 253—318. — *Corner E. J. H.* The seeds of dicotyledons. Vol. 1. Cambridge: Univ. Press, 1976. 311 p. — *Drexler U., Hakki M. I.* Embryologische und morphologische Untersuchungen an Pflanzen aus Westindien. 2. Zur Embryologie von *Eustoma exaltatum* (*Gentianaceae*), mit einer Bemerkung zum Phänomen der «instant pollen tubes». — Willdenowia, 1979, Bd 9, N 1, S. 131—147. — *Figdor W.* Über *Cotylanthera* Bl. — An. Jard. Bot. Buitenz., 1897, vol. 14, p. 213—240. — *Guérin P.* Sur le sac embryonnaire et en particulier les antipodes des Gentianes. — J. Bot., 1903, t. 17, N 3, p. 101—108. — *Hofmeister W.* Embryobildung der Phanerogamen. — Jahrb. Wis. Bot., 1858, Bd 1, S. 101—103. — *Johow F.* Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, biologisch-morphologisch dargestellt. — Jahrb. Wis. Bot., 1885, Bd 16, Hf 3, S. 415—449. — *Johow F.* Die chlorophyllfreien Humuspflanzen nach ihren biologischen und antomisch-entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen. — Jahrb. Wis. Bot., 1889, Bd 20, Hf 4, S. 475—525. — *Jacobson-Paley R.* Etude sur la pollinisation et l'embryologie du Swertia longifolia Boiss. — Bul. Soc. Bot. Genève, sér. 2, 1920, t. 12, N 2, p. 65—86. — *Lakshminarayana K., Maheshwari Devi H.* Embryological studies in *Gentianaceae.* — Proc. Indian Acad. Sci., 1985, vol. 95, N 3, p. 213—219. — *Maheshwari Devi H.* Embryological studies in *Gentianaceae* (*Gentianoideae* and *Menyanthoideae*). — Proc. Indian Acad. Sci., 1962, vol. 56, N 4, p. 195—216. — *McCoy R. W.* On the embryology of *Swertia carolinensis.* — Bul. Torrey Bot. Club, 1949, vol. 76, N 6, p. 430—439. — *Öhler E.* Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. — Planta, 1927, Bd 3, Hf 4, S. 641—733. — *Rao K. S., Nagaraj M.* Studies in *Gentianaceae.* Embryology of *Swertia шinor* (*Gentianaceae*). — Canad. J. Bot., 1982, vol. 60, N 2, p. 141—151. — *Srinivasan A. R.* Cytomorphological features of *Limnanthemum cristatum* Griseb. and *Enicostemma littorale* Blume. — Proc. Indian Acad. Sci., 1941, vol. 14, N 6, p. 529—542. — *Stolt K. A. H.* Zur Embryologie der Gentianaceen und Menyanthaceen. — Kgl. Svensk. Vet.-Akad. Handl., 1921, Bd 61, N 14, S. 1—56. — *Stolt K. A. H.* Über die Embryologie von *Gentiana prostrata* und die Antipoden der Gentianaceen. — Bot. Notis., 1927, S. 225—242. — *Svedelius N.* Zur Kenntnis der saprophytischen Gentianaceen. — Bih. Till Kgl. Svensk. Vet.-Akad. Handl., 1902, Bd 28, N 4, S. 1—16. — *Vijayaraghavan M. R., Padmanabhan N.* Morphology and embryology of *Centaurium ramosissimum* Druce and affinities of the *Gentianaceae.* — Beitr. Biol. Pflanzen, 1969, Bd 46, Hf 1, S. 15—37.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 VI 1978.

УДК 581.3 : 582.942.4

Бот. журн., т. 73, № 2

Э. С. Терёхин, В. А. Котов

ЭМБРИОЛОГИЯ *CUSCUTA JAPONICA* (*CUSCUTACEAE*)

E. S. TERYOKHIN, V. A. KOTOV.
EMBRYOLOGY OF *GUSCUTA JAPONICA* (*CUSCUTACEAE*)

Тип развития стенки микроспорангия у *C. japonica* такой же, как и у ранее изученных видов повилик; микроспорогенез симультанного типа. Семязачатки кампилотропные, однопокровные, тенуинуцеллятные; зародышевый мешок Allium-типа. Суспензор зародыша состоит из двух ценоцитных клеток, семенная кожура — из трех слоев. Изучено развитие и строение семенной кожуры *C. japonica*, а также *C. austrialis*, *C. convallariiflora*, *C. europaea* и *C. lehmanniana.* Строение семенной кожуры имеет значение для систематики сем. *Cuscutaceae.*

Сем. *Cuscutaceae* к настоящему времени эмбриологически изучено недостаточно: из более чем 150 видов этого семейства имеются данные (большей частью фрагментарные) лишь по 10 видам. Вопрос о систематике монотипного семейства повиликовых остается дискуссионным. G. Engelmann (1857) различал в роде *Cuscuta* 3 подрода: *Cuscuta* Engelm., *Grammica* Engelm. и *Monogyna* Engelm. В результате карпоморфологических исследований E. Hadač, J. Chrtek (1970) пришли к выводу, что сем. *Cuscutaceae* включает 4 рода: *Cuscuta* L., *Grammica* Lour., *Monogynella* Desm. и *Kadurias* Raf.

Предпринимались попытки и эмбриологического обоснования систематики семейства. Так, B. Tiagi (1965) высказал предположение о систематическом значении типа развития зародышевого мешка. Allium-тип развития зародышевого мешка у *Cuscuta reflexa* и *C. lupuliformis* был принят им за подтверждение близкого родства этих видов. Однако более поздние исследования (Govil, Lavania, 1980) не подтвердили это предположение, так как Allium-тип зародышевого мешка был обнаружен и у других представителей семейства. Строение и развитие суспензорного аппарата повилик изучалось рядом авторов (Fedortchuk, 1931; Johri, Tiagi, 1952; Tiagi, 1965). По строению суспензора зародыши повиликовых относятся к двум типам: с суспензором, состоящим из нескольких одноядерных клеток, и с суспензором из нескольких ценоцитных клеток. В первом случае в развитии суспензора принимает участие только клетка «*cb*» двуклеточного зародыша, во втором — еще и некоторые производные клетки «*ca*».

О строении семенной кожуры повиликовых точных данных недостаточно. K. W. Kamensky (1928b) описал ряд общих закономерностей образования семенной кожуры у некоторых представителей рода *Cuscuta*. Интересные работы К. В. Каменского, посвященные изучению строения семенной кожуры повиликовых, не были, к сожалению, продолжены. В дальнейшем, насколько нам известно, строение семенной кожуры повиликовых изучалось лишь однажды — у *C. reflexa* (Johri, Tiagi, 1952).

Материал и методика

Материал для исследования эмбриологии *C. japonica* был собран в 1967 и 1979 гг. в заповеднике «Кедровая падь» Приморского края и в окр. г. Владивостока. Семена видов *C. lehmanniana*, *C. convallariiflora*, *C. europaea*, *C. australis* взяты из коллекции Гербария БИН АН СССР им. В. Л. Комарова. Материал фиксировали в смеси ФУС (7 : 7 : 90). Дегидратацию и инфильтрацию парафином производили по обычной цитологической методике (через этанол и хлороформ). Срезы толщиной 10—13 мкм окрашивали генцианвиолетом (по Ньютону) с подкраской оранжевым «Ж» в гвоздичном масле.

Результаты исследования

Микроспорангий и пыльцевое зерно. Пыльник *C. japonica* содержит 4 микроспорангия, объединенных в 2 латеральные теки. Для этого вида характерно центробежное образование стенки микроспорангия, при котором тапетум является непосредственным производным клеток париетального слоя. Таким образом, согласно системе, предложенной Т. Б. Батыгиной с соавторами (1963), развитие стенки микроспорангия соответствует Solanaceae-типу. Сформированная стенка микроспорангия состоит из 4-клеточных слоев: эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума (рис. 1, *1*, *2*). Тапетум секреторного типа, представлен у *C. japonica* одним слоем клеток. Вскоре после образования (примерно на стадии профазы мейоза микроспороцитов) клетки тапетума значительно увеличиваются в размерах и становятся 2-ядерными. В некоторых клетках тапетума ядра сливаются. Лизис его клеток завершается ко времени полного созревания пыльцевых зерен (рис. 1, *2*, *3*). Клетки эфемерного среднего слоя обычно ко времени синапсиса в материнских клетках микроспор приобретают характерную уплощенную форму. Разрушение клеток среднего слоя завершается одновременно с лизисом клеток тапетума.

Клетки эндотеция и эпидермы после сформирования стенки пыльника значительно разрастаются: для них характерен хорошо развитый вакуоляр-

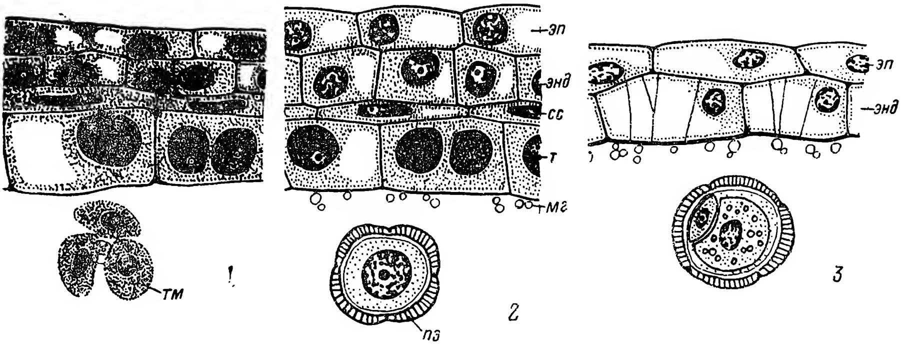


Рис. 1. Развитие микроспорангия и пыльцевого зерна у *Cuscuta japonica.*

1 — сформированная стенка микроспорангия на стадии тетрады микроспор, *2* — то же на стадии 1-микроспоры, *3* — стенка зрелого микроспорангия с 2-клеточным пыльцевым зерном. *мг* — масляные глобулы, *пз* — пыльцевое зерно, *сс* — средний слой, *т* — тапетум, *тм* — тетрада микроспор, *энд* — эндотеция, *эп* — эпидерма.

ный аппарат. Ко времени образования 1-ядерных микроспор на тапетальной пленке становятся видны масляные глобулы (рис. 1, *2*, *3*), описанные ранее B. Johri, B. Tiagi (1952) у *C. reflexa.* Фиброзные утолщения развиваются в клетках эндотеция почти одновременно с образованием 2-клеточного пыльцевого зерна.

Редукционное деление в микроспороцитах протекает по симультанному типу, без видимых отклонений, с образованием тетраэдрической формы тетрад (рис. 1, *1*). Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 4-, иногда 5-бороздные (рис. 1, *3*).

Семязачаток. Сформированные семязачатки *C. japonica* тенуинуцеллятные, с одним интегументом, кампилотропные (рис. 2, *1*—*5*). Каждая завязь содержит 4 семязачатка. Семязачатки возникают в виде немногоклеточных бугорков из эпидермального и субэпидермального слоев плаценты. Вскоре после начала разрастания семязачатка в гиподерме у его вершины закладывается археспориальная клетка (рис. 2, *1*). По нашим наблюдениям, археспориальная клетка у *C. japonica* превращается в материнскую клетку мегаспор без отделения кроющей клетки. Обособление интегумента по времени совпадает с дифференциацией археспориальной клетки. Смыкание краев интегумента и образование микропилярного канала происходят на стадии 2-ядерного зародышевого мешка. Приобретение семязачатком кампилотропного строения завершается на стадии 4-ядерного зародышевого мешка. В завязи *C. japonica* имеется плацентарный обтуратор, состоящий из нескольких вытянутых в направлении микропиле клеток эпидермы плаценты. Проводящий пучок заканчивается в халазальной части семязачатка. От его окончания к зародышевому мешку отходит несколько рядов таблитчатых клеток (рис. 2, *5*).

Зародышевый мешок. Зародышевый мешок Allium-типа формируется из халазальной клетки диады микроспор (рис. 2, *2*—*4*). Характерной особенностью зародышевого мешка у этого вида является отсутствие 3-клеточного антиподального аппарата. Вместо этого в халазальной части зародышевого мешка можно видеть одну антиподальную клетку с тремя дегенерирующими ядрами (рис. 2, *4*). Впоследствии эти ядра сливаются в одно (рис. 2, *5*). Синергиды с развитым нитчатым аппаратом. Полярные ядра сливаются друг с другом и одновременно с одним из спермиев. Слияние ядра спермия с ядром яйцеклетки происходит позже.

Эндосперм. Эндосперм *C. japonica* ядерный. Первичное ядро эндосперма делится вблизи яйцевого аппарата, после чего одно из дочерних ядер

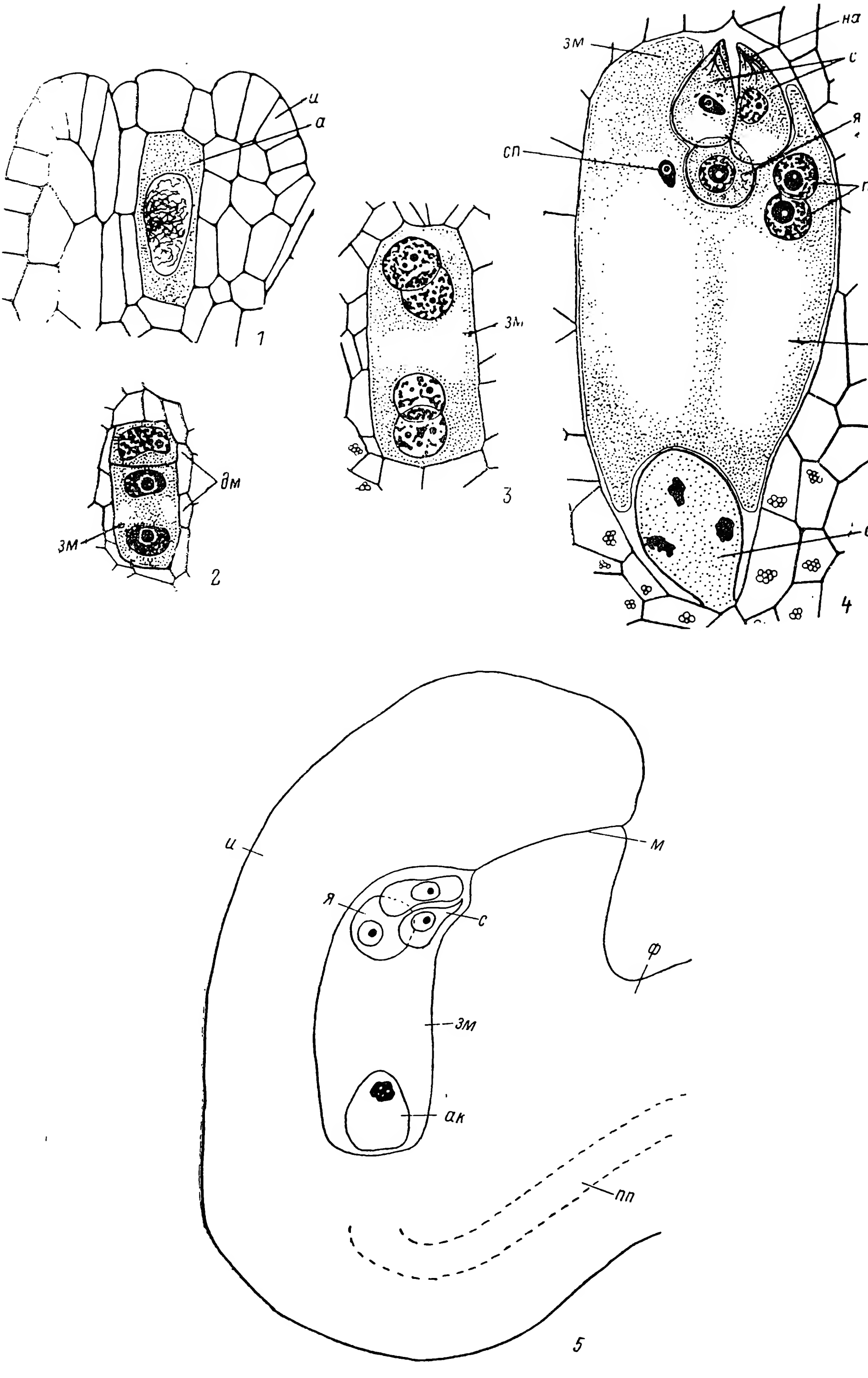


Рис. 2. Формирование семязачатка у *Cuscuta japonica*.

— образование археспория и интегумента, *2* — диада мегапор, *3* — 4-ядерный зародышевый мешок, *4* — зародышевый мешок во время оплодотворения, *5* — продольный медианный срез семязачатка в период оплодотворения (схематизировано). *а* — археспорий, *ак* — антиподальная клетка, *дм* — диада мегаспор, *зм* — зародышевый мешок, *и* — интегумент, *м* — микропиле, *на* — нитчатый аппарат, *пп* — проводящий пучок, *пя* — полярные ядра, *с* — синергида, *ф* — фуникулус, *я* — яйцеклетка, *цк* — центральная клетка зародышевого мешка, *сп* — спермий.

мигрирует в халазальную часть зародышевого мешка, где также приступает к делению (рис. 3, *1*). В дальнейшем ядра эндосперма занимают периферическое положение. Во время дифференциации эмбриодермы зародыша в эндосперме начинают закладываться клеточные перегородки (рис. 3, *2*). Перед созреванием семени клеточные оболочки эндосперма лизируют и эндосперм превращается в однородную массу — «пульпу», которая сохраняется и в зрелом семени, вплоть до его прорастания.

Эмбриогенез. Развитие зародыша начинается с поперечного деления зиготы, вслед за которым ядро базальной клетки «*cb*» многократно делится без цитокинеза (рис. 4, *1*, *2*). В результате образуется массивная ценоцитная клетка с вакуолью в центральной части. Клетка «*ca*» и ее производные делятся поперечно, образуя последовательно клетки «*cc*», «*cd*», «*ce*». Ядро клетки «*ce*» делится без цитокинеза, образуя вторую ценоцитную клетку суспензора (рис. 4, *3*, *4*). Производные клеток «*cc*» и «*cd*» могут делиться либо поперечными, либо продольными перегородками. Дальнейшие деления следуют таким образом, что придают зародышу глобулярную форму (рис. 4, *5*). Затем в результате периклинальных делений формируется эмбриодерма. В дальнейшем за счет изменения в соотношении делений клеток в разных частях зародыша он приобретает цилиндрическую форму. Рост зародыша происходит в этот период в основном за счет его терминальной области. У зрелого зародыша семядоли и зародышевый корень отсутствуют.

Семенная кожура. Ко времени оплодотворения интегумент у *C. japonica* состоит примерно из 16 слоев паренхимных крахмалоносных клеток. Клетки наружной эпидермы интегумента несколько вытянуты вдоль семени. Клетки его наружной субэпидермы морфологически сходны с клетками эпидермы по своей форме и содержимому. Клетки слоя, следующего за субэпидермальным, несколько радиально вытянуты. Три вышеназванных слоя хорошо отличимы от нижележащих рядов клеток (рис. 5, *1*). Впоследствии клетки эпидермы значительно разрастаются во всех направлениях, их оболочки несколько утолщаются. Клетки субэпидермы ко времени созревания семени приобретают тетрагональную форму, их оболочки склерифицируются. Клетки следующего за субэпидермальным слоя, с мощными вторичными оболочками, образуют палисадную ткань. Непосредственно к этому слою изнутри примыкают остатки облитерированных внутренних слоев интегумента (рис. 5, *2*).

Таким образом, семенная кожура *C. japonica* состоит из 3-клеточных слоев, различающихся по своему строению, и подстилающего их слоя, образованного облитерированными остатками клеток внутренних слоев интегумента.

Кроме *C. japonica*, семенная кожура была исследована еще у четырех видов повиликовых. Оказалось, что семенная кожура у *Cuscuta lehmanniana* и *C. convallariiflora* состоит из 2-клеточных слоев: наружной эпидермы, образованной изодиаметрическими клетками с несколько утолщенными оболочками, и слоя палисадных склеренхимных клеток, разделенных слоем, образованным остатками оболочек облитерированных клеток субэпидермы (рис. 6, *1*, *2*). Под палисадным слоем также располагается более или менее гомогенный слой из остатков оболочек облитерированных клеток интегумента (рис. 6, *1*, *2*).

Строение семенной кожуры *C. japonica* отличается от таковой этих двух видов тем, что вместо субэпидермальной прослойки облитерированных клеток под эпидермой находится слой необлитерированных тетрагональных изодиаметрических клеток с толстыми оболочками.

C. europea и *C. australis*, так же как и *C. japonica*, отличаются от предыдущих видов строением субэпидермального слоя. Различить границы его клеток не представляется возможным из-за своеобразных «фиброзных» утолщений их оболочек. За «фиброзным слоем» следует слой клеток палисадной ткани, характерный для всех пяти изученных видов (рис. 6, *3*, *4*). Таким образом, изученные нами виды по строению семенной кожуры можно разделить на

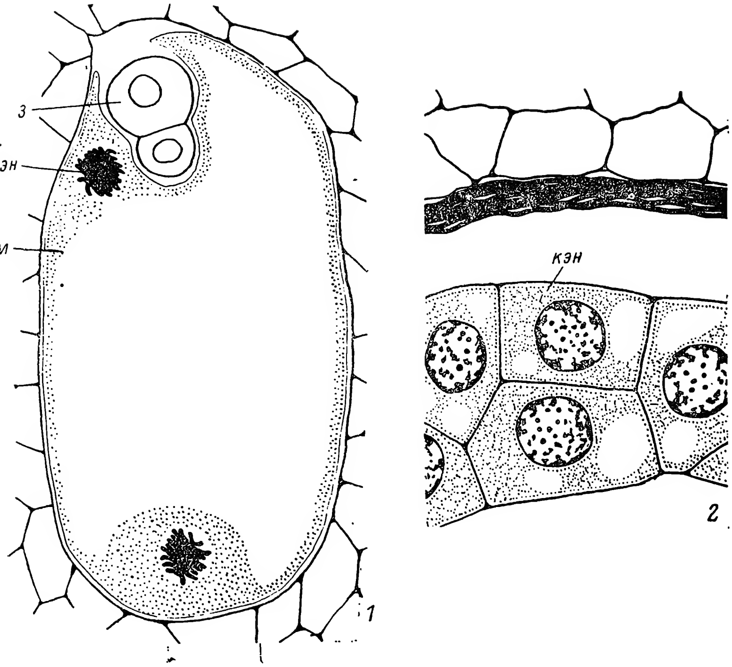


Рис. 3. Развитие эндосперма у *Cuscuta japonica.*

1 — ядерный эндосперм в начале своего образования, *2* — клеточный эндосперм. *з* — зародыш, *зм* — зародышевый мешок, *кэн* — клеточный эндосперм, *яэн* — ядерный эндосперм.

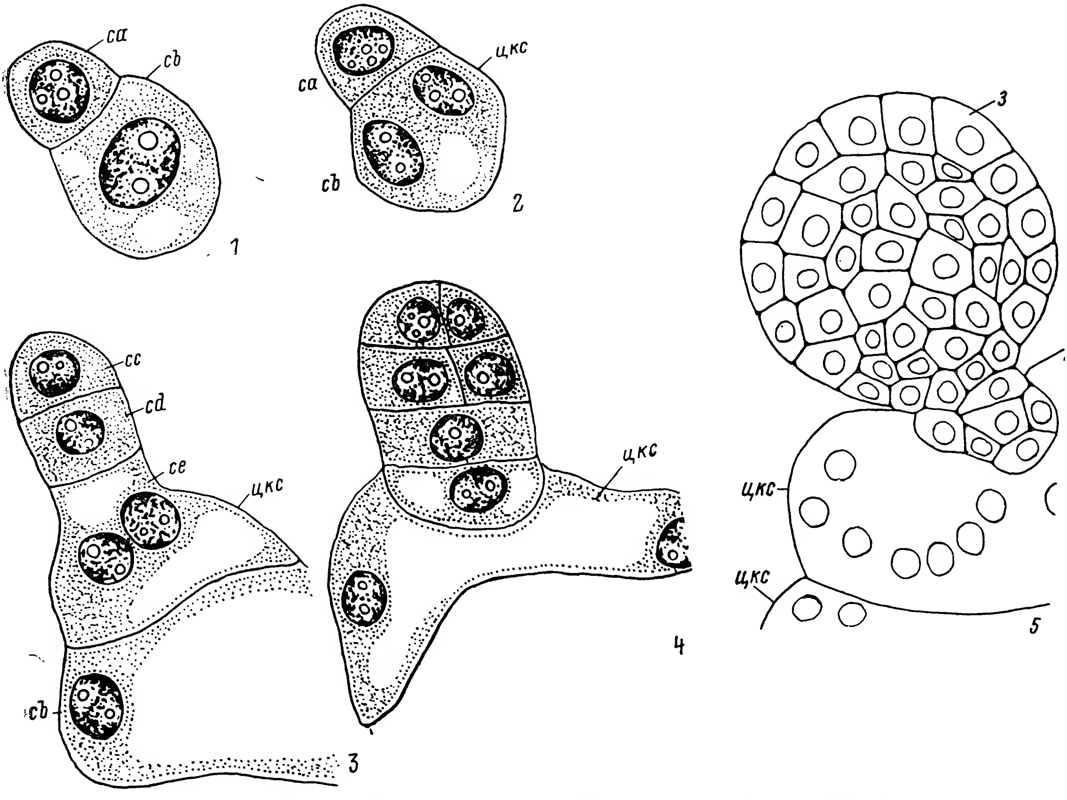


Рис. 4. Различные стадии (*1—5*) эмбриогенеза у *Cuscuta japonica.*

з — зародыш, *цкс* — ценоцитная клетка суспензора, *са* — терминальная клетка двуклеточного зародыша, *св* — базальная клетка двуклеточного зародыша, *ос*, *cd*, *се* — производные клетки *са*.

2 группы: с одной стороны, это *C. europea* и *C. australis* — виды, характеризующиеся наличием в семенной кожуре под эпидермой «фиброзного слоя»; с другой — *C. japonica*, *C. lehmanniana* и *C. convallariiflora*, не имеющие «фиброзного слоя». *C. japonica* несомненно следует отнести ко второй группе, так как у этого вида субэпидерма не имеет «фиброзного» строения, хотя и не облитерирована. Виды, имеющие в семенной кожуре «фиброзный слой», относятся к подродам *Cuscuta* и *Grammica*, а виды, не имеющие «фиброзного слоя», — к подроду *Monogyna* (по Engelmann, 1857) или к родам *Monogynella* (*C. japonica*, *C. lehmanniana*) и *Kadurias* (*C. convallariiflora*) (по Hadac, Chrtek, 1970).

Как мы уже отмечали выше, развитие стенки микроспорангия *C. japonica* происходит в центробежном направлении, тапетум — производное париетального слоя. Этот же тип образования стенки микроспорангия был описан и для других видов повилик (Johri, 1934; Tiagi, 1951; Johri, Tiagi, 1952). Образование микроспор у *C. japonica*, так же как и у ранее исследованных видов *C. reflexa*, *C. europea*, *C. calycina* Webb (Johri, Tiagi, 1952; Govil, Lavania, 1980), происходит по симультанному типу. Таким образом, развитие мужских генеративных структур происходит у повиликовых довольно единообразно.

Для представителей семейства повиликовых описан как Allium-, так и Polygonum-тип развития зародышевого мешка. У ранее исследованных видов был обнаружен Polygonum-тип развития зародышевого мешка (Fedortchuk, 1931; Финн, 1937). Напротив, начиная с 1952 г. исследователи описывали у повиликовых только Allium зародышевого мешка (Johri, Tiagi, 1952; Tiagi, 1965; Govil, Lavania, 1980). Повторные исследования (Govil, Lavania, 1980) у *C. europaea* также подтвердили, что для этого вида характерен Allium-тип зародышевого мешка, а не Polygonum-тип как считалось ранее (Финн, 1937). У *C. japonica* мы также обнаружили Allium-тип зародышевого мешка. Видимо, этот вопрос нуждается в дополнительных исследованиях.

Эндосперм у *C. japonica* ядерный, слияние полярных ядер и спермия происходит одновременно, как это было отмечено для видов *C. europaea* и *C. calycina* (Govil, Lavania, 1980). У *C. japonica* мы обнаружили весьма своеобразное преобразование эндосперма — «пульперизацию», отмеченную ранее у *C. reflexa* (Johri, 1951; Johri, Tiagi, 1952) и у *C. europaea* (Терёхин, 1977). По мнению Э. С. Терёхина, пульперизация эндосперма повилик — необходимое условие обеспечения активного развития проростка повилики.

К настоящему времени в литературе описано 2 типа суспензора зародыша у повилик: суспензор, состоящий из ценоцитных клеток, характерный для изученной нами *C. japonica*, а также для *C. monogyna* и *C. lupuliformis* (Fedortchuk, 1931; Tiagi, 1965); и суспензор из нескольких одноядерных клеток, обнаруженный у *C. planiflora*, *C. europaea*, *C. hyalina* (Fedorchuk, 1931; Govil, Lavania, 1980). Все виды с первым типом суспензора относятся к подродам *Cuscuta* и *Grammica* (по Engelmann, 1857). Исключение составляет вид *C. reflexa*, у которого Johri и Tiagi (1952) описали оба типа суспензора. По-видимому, их наблюдения нуждаются в подтверждении. Вероятно, строение суспензора у повиликовых может иметь систематическое значение.

Интересные данные в отношении систематического значения признаков семени получены в результате исследований строения семенной кожуры повиликовых. Каменский (1928а) отметил следующие особенности строения семенной кожуры у представителей рода *Cuscuta*: она состоит из трех слоев эпидермы и двух палисадных слоев; в области рубчика у некоторых видов (*C. arvensis*, *C. lupuliformis*) может размещаться специфический слой каменистых клеток; ширина палисадных слоев у разных видов различная. Однако Каменский, по-видимому, был неправ, утверждая, что все виды повилик имеют 2 палисадных слоя. На рисунках в другой его статье изображены по меньшей мере 3 вида повилик (*C. monogina*, *C. lupuliformis*, *C. lehmanniana*), имеющие только один палисадный слой (Kamensky, 1928). Это совпадает отчасти с на-

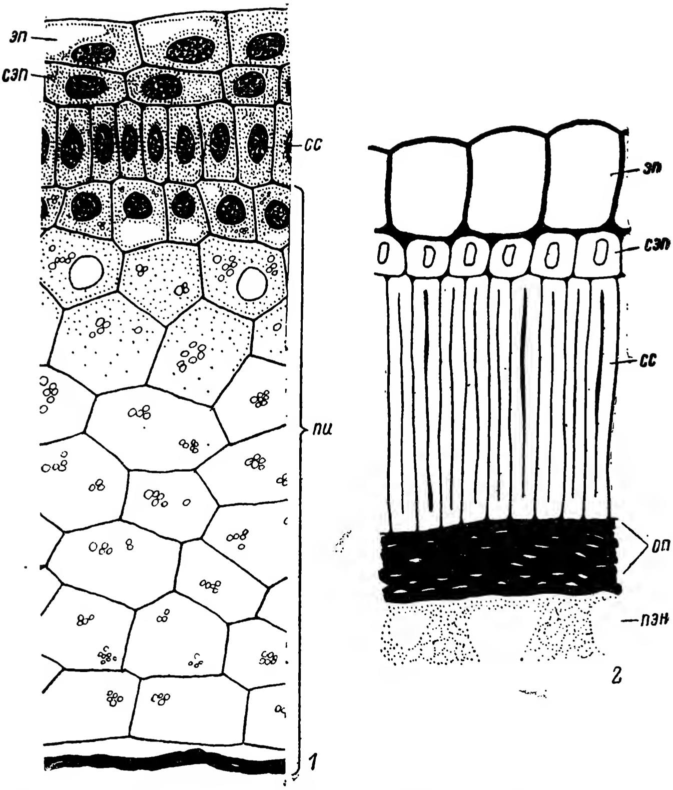


Рис. 5. **Формирование семенной** кожуры у *Cuscuta japonica.*

1 — интегумент в начале образования семенной кожуры, *2* — сформированная семенная кожура. *оп* — облитерированная паренхима интегумента, *пи* — паренхима интегумента, *пэн* — пульперизованный эндосперм, *сс* — столбчатый слой, *сэп* — субэпидерма, *эп* — эпидерма.

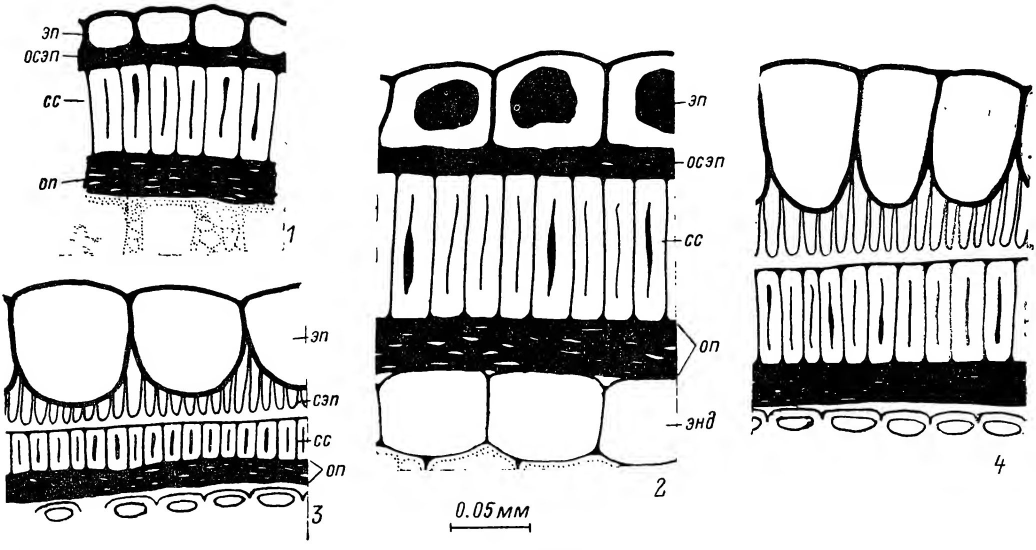


Рис. 6. Семенная кожура зрелого семени у некоторых представителей сем. *Cuscutaceae.*

1 — *Cuscuta Lehmanniana*, *2* — *C. convallariiflora*, *3* — *C. europea*, *4* — *C. australis*. *оп* — облитерированная паренхима интегумента, *осэп* — облитерированная субэпидерма, *сс* — столбчатый слой, *сэп* — субэпидерма, *энд* — эндосперм, *эп* — эпидерма.

шими наблюдениями, только на его рисунках не отмечена прослойка, образованная облитерированными остатками клеток субэпидермы. Следует также сказать, что на некоторых рисунках этого автора изображения семенной кожуры одного и того же вида значительно различаются (Kamensky, 1928).

Исходя из данных Engelmann (1857), Hadač, Chrtek (1970) и собственных наблюдений мы считаем, что представителей семейства повиликовых можно разделить на 2 группы видов, учитывая ряд признаков и в том числе особенности строения семенной кожуры. Одна группа характеризуется тонким стеблем, двумя столбиками пестика и присутствием в семенной кожуре «фиброзного слоя» (возможно, что суспензор у представителей этой группы состоит из 1-ядерных клеток). Виды этой группы представляют род *Cuscuta* с входящими в него подродами *Cuscuta* и *Grammica*. Вторая группа повилик характеризуется толстым стеблем, одним столбиком пестика. В семенной кожуре «фиброзный слой» отсутствует (суспензор зародыша, возможно, состоит из ценоцитных клеток). Эту группу видов представляет род *Monogynella* Desm. с входящими в него подродами *Monogynella* (Desm.) Teryokh. et Kotov и *Kadurias* (Raf.) Teryokh. et Kotov.

Таким образом, в отличие от Engelmann (1857) и Hadač, Chrtek (1970) мы считаем, что сем. *Cuscutaceae* представлено двумя родами (*Cuscuta* и *Monogynella*), каждый из которых в свою очередь включает по 2 подрода. Наши данные подтверждают существенное значение строения семенной кожуры для уточнения системы семейства повиликовых; вместе с тем нельзя не признать, что число изученных в этом отношении видов повиликовых еще явно недостаточно.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Терёхин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. — Бот. журн., 1963, т. 48, вып.8, с. 1108—1115. — *Каменский К. В.* Анатомические отличия семян видов *Cuscuta*. — Зап. семеноведения ГБС, 1928а, т. 4, вып. 1, с. 117—121. — *Терёхин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977, с. 1—218. — *Финн В. В., Зафийовская Л. Д.* К эмбриологии и кариологии рода *Cuscuta*. — Вестн. Киев. бот. сада, 1933, вып. 16, с. 51—66. — *Финн В. В.* Сравнительная эмбриология и кариология нескольких видов *Cuscuta*. — Журн. Ин-та бот. АН УССР, 1937, № 12 (20), с. 83—99. — *Engelmann G.* Systematic arrangement of the species of the genus *Cuscuta*, with critical remarks on old species and description of new ones. — Transact. Acad. Sci. St.-Louis, 1857, vol. 1, p, 453—523. — *Fedortchuk W.* Embryologische Untersuchungen von *Cuscuta monogyna* und *C. epithymum* L. — Planta, 1931, Bd 14, S. 94—111. — *Govil C. M., S. Lavania.* Floral anatomy and embryology of some species of *Cuscuta* L. — Proceed. Indian Acad. Sci. Bangalore, 1980, vol. 89, N 3, p. 219—228. — *Hadač E., Chrtek J.* Notes on the taxonomy of *Cuscutaceae*. — In.: Folia geobotanica et taxonomica. Praha, 1970, vol. 5, p. 443—445. — *Johri B. M.* Endosperm and embryo development in *Cuscuta reflexa*. — Current Sci., 1951, vol. 20, p. 189—191. — *Johri B. M., Tiagi B.* Floral morphology and seed formation in *Cuscuta reflexa*. — Phytomorphology, 1952, vol. 2, N 2, p. 162—180. — *Kamensky K. W.* Anatomische Structur der Samen von einigen Cuscutaarten und deren systematischer Wert. — Angewandte Bot., Berlin, 1928, Bd 10, S. 387—406. — *Tiagi B.* A contribution to the morphology and embryology of *Cuscuta hyalina* and *C. planiflora*. — Phytomorphology, 1951, vol. 1, N 1, p. 9—21. — *Tiagi B.* Development of the embryo sac and embryogeny in *Cuscuta lupuliformis*. — Current Sci., 1965, vol. 34, p. 671.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1985.

УДК 581.162 : 582.594.2

В. В. Назаров

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕАЛЬНОЙ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У *DACTYLORHIZA ROMANA* И *D. INCARNATA* (*ORCHIDACEAE*)

V. V. NAZAROV. DETERMINATION OF REAL SEED PRODUCTIVITY OF *DACTYLORHIZA ROMANA* AND *D. INCARNATA* (*ORCHIDACEAE*)

Приводятся данные о семенной продуктивности двух видов орхидей флоры СССР — *Dactylorhiza romana* и *D. incarnata*. Установлена тесная зависимость между внешним объемом коробочек и числом семян в них. Связь между длиной, шириной коробочки и числом семян менее тесная. Приведена эмпирически полученная формула для определения внешнего объема коробочек через их линейные размеры. Применение этой формулы позволяет значительно упростить определение семенной продуктивности у изученных видов.

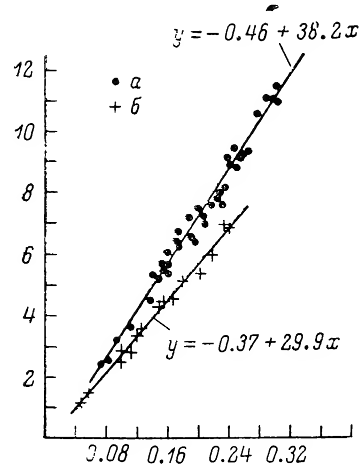
Одно из интереснейших семейств цветковых растений *Orchidaceae* Juss. в настоящее время находится под угрозой исчезновения. Многие его представители включены в региональные Красные книги и списки редких и исчезающих видов растений (Чопик, 1978; Андриенко, 1980; Крюкова и др., 1980; Кууск, 1980; Талла, 1980; Красная книга СССР, 1984, и др.). По мнению Л. В. Денисовой и М. Г. Вахрамеевой (1980), из 20 тыс. видов этого семейства — 17 тыс. нуждаются в охране.

При разработке охранных мероприятий особую значимость приобретает вопрос оценки репродуктивной способности вида в конкретной экологической обстановке. Тесная зависимость воспроизведения у орхидных от целого ряда факторов и в первую очередь от наличия специфических агентов опыления и микоризообразующих грибов заставляет исследователей подходить к изучению этих растений с позиции репродуктивной биологии (Mehrhoff, 1983). Системный подход к этому вопросу включает учет всех сторон биологии и экологии данного таксона, непосредственно связанных с его воспроизведением. Один из важнейших показателей репродуктивной способности цветковых растений — реальная семенная продуктивность (РСП), под которой понимается число спелых неповрежденных семян в расчете на цветок, соцветие, ценопопуляцию и т. д. (Левина, 1981).

Первую попытку определения числа семян у орхидных предпринял еще Ch. Darwin (1862), однако к настоящему времени только для 36 видов этого семейства имеются какие-либо сведения о их семенной продуктивности (Salisbury, 1942; Работнов, 1950; Arditti, 1967; Терёхин, 1977). Это, вероятно, связано с трудностью подсчета образуемого ими огромного числа (400—6 000 000) мелких (0.000 39—0.0024 мг) семян, содержащихся в одной коробочке (Arditti, 1967). Учитывая слабую изученность вопроса, в том числе и в отношении видов, нуждающихся в заповедной охране, мы провели работу по определению реальной семенной продуктивности у двух видов орхидей.

Материал и методика

Исследовали наземные орхидеи умеренной зоны — *Dactylorhiza romana* (Seb. et Mauri) Soó и *D. incarnata* (L.) Soó. Сбор коробочек, образовавшихся в результате естественного опыления, производили в июле 1985—1986 гг. Изучаемые ценопопуляции произрастали на северном макросклоне Главной гряды Крымских гор, в окрестности с. Краснолесья Симферопольского района. Коробочки собирали до начала их раскрытия, помещали в бумажные пакетики,



Зависимость между числом семян и внешним объемом коробочки у *Dactylorhiza incarnata* (*а*) и *D. romana* (*б*).

По оси абсцисс — внешний объем, см^3; по оси ординат — число семян, тыс.

что позволяло избежать потери семян. Число семян в коробочке определяли их пересчетом.

В предварительных наблюдениях было замечено сильное варьирование как числа семян в коробочке, так и ее размеров. Для установления связи между размерами коробочек и числом заключенных в них семян определяли линейные размеры и внешний объем коробочки перед помещением ее в пакетик. Длину и ширину коробочки измеряли при помощи штангенциркуля с точностью до 0.05 мм: ширину — в наиболее утолщенной части коробочки, длину — от прицветного листа до завядшего цветка. Определение объема производили методом вытесненной жидкости. Для этого каждый плод помещали в специальное приемное устройство, которое имело 2 отверстия. В нижнее подавалась жидкость под давлением, а верхнее имело плотно притертую крышку со встроенным в нее капилляром. Объем вытесненной жидкости определяли по разнице столбов в капилляре без плода и с плодом внутри приемника. Цена деления капилляра позволяла определять объем с точностью до 0.002 см^3. Измерения производили в трехкратной повторности.

При установлении зависимости между размерами коробочки и числом семян в ней особое значение приобретает правильный выбор стадии ее созревания, поскольку размеры коробочек изменяются в процессе созревания. Наилучшее время сбора — когда коробочки еще не раскрылись, но содержащиеся в них семена уже поспели. Спелость семян устанавливали при их подсчете. Если семена имели нехарактерную (бледную) окраску или плохо отделялись от плаценты, то такие коробочки выбраковывались.

Результаты и их обсуждение

Был произведен подсчет семян у 15 коробочек *Dactylorhiza romana* (6 соцветий) и у 39 коробочек *D. incarnata* (3 соцветия). Результаты подсчета показали, что РСП сильно варьирует у этих видов. Наибольших значений варьирование достигает в пределах одного соцветия (от 3553 до 6850 шт семян у *D. romana* и от 2418 до 11 009 — у *D. incarnata*). При помощи регрессионного анализа была установлена связь между разными размерами коробочки и числом семян в ней. Наиболее тесной оказалась связь между внешним объемом коробочки и числом семян (r=0.92 для *D. romana*, r=0.96 для *D. incarnata*). Уравнения регрессии приведены на рисунке. В отношении линейных размеров коэффициенты корреляции были значительно ниже. Так, например, у *D. romana* они равнялись 0.78 для длины и 0.88 для ширины. Однако, учитывая, что объем является производным от линейных размеров, была предпринята попытка получения эмпирической формулы для расчета внешнего объема коробочки. Оказалось, что объем коробочки равен произведению ее длины на квадрат ширины и соответствующий коэффициент, который для *D. romana* составляет 0.523 и для *D. incarnata* — 0.520. Уравнения регрессии в отношении расчетного объема (y=26.88 x, r=0.90 для *D. romana* и y=0.02+35.77 x, r=0.94 для *D. incarnata*) не выходили за доверительный уровень (при P=0.05) соответствующих уравнений, приведенных на рисунке.

Сильное варьирование реальной семенной продуктивности цветка ранее неоднократно наблюдалось и у других видов орхидных (Salisbury, 1942; Работнов, 1950; Вахрамеева, Денисова, 1983). Однако при определении этого показателя исследователи брали ограниченное число коробочек, вследствие чего получались значительные различия в оценке РСП цветка, соцветия и т. д. у одних и тех же видов (Darwin, 1862; Salisbury, 1942; Работнов, 1950; Arditti, 1967; Терёхин, 1977).

Практическое использование тесной зависимости между внешним объемом коробочек и числом семян в них при оценке РСП связано с определенными трудностями. Применение же эмпирически полученной нами формулы для расчета объема коробочки через ее линейные размеры значительно упрощает задачу в отношении изученных видов, обусловливая высокую надежность результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Андриенко Т. М. Распространение, экология и ценология редких болотных видов сем. *Orchidaceae* на Украине. — В кн.: Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1980, с. 57—60. — *Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В.* Некоторые особенности биологии и динамики численности ценопопуляций *Platanthera bifolia* Rich., *P. chlorantha* Rchb. — В кн.: Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. на II Всесоюз. совещ. Киев: Наук. думка, 1983, с. 35—38. — *Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г.* Об охране орхидей. — В кн.: Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1980, с. 21—23. — *Красная* книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с. — *Крюкова И. В., Лукс Ю. А., Привалова Л. А.* Заповедные растения Крыма: Справочник. Симферополь: Таврия, 1980. 96 с. — *Кууск В.* О современном положении орхидных Эстонии, включенных в Красную книгу СССР. — В кн.: Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1980, с. 38—41. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — В кн.: Геоботаника. Вып. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 7—204. — *Талла Б.* Орхидные, включенные в Красную книгу Латвийской ССР. — В кн.: Охрана и культивирование орхидей: Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1980, с. 35—37. — *Терёхин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 220 с. — *Чопик В. И.* Редкие и исчезающие растения Украины. Киев: Наук. думка, 1978. 212 с. — *Arditti J.* Factors affecting the germination of orchid seeds. — Bot. Rev., 1967, vol. 33, N 1, p. 1—97. — *Darwin Ch.* The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. London, 1862. 365 p. — *Mehrhoff L.* A Pollination in genus *Isotria* (*Orchidaceae*). — Amer. J. Bot., 1983, vol. 70, N 10, p. 1444—1453. — *Salisbury E. J.* The reproductive capacity of plants. Studies in quantitative biology. London, 1942. 244 p.

Симферопольский государственный университет.

Получено 9 II 1987.

УДК 581.9 (470.13) (571.12)

Бот. журн., т. 73, № 2

Ю. П. Кожевников

ЗОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОГО ПРИУРАЛЬЯ

JU. P. KOZHEVNIKOV. THE ZONAL CHANGES OF VEGETATION COVER ON THE NORTH OF EUROPEAN NEAR-URAL TERRITORY

Показаны изменения растительного покрова при переходе от ландшафтов южных тундр до ландшафтов северной тайги по маршруту г. Воркута—р. Уса до устья р. Косью.

Во флористическом отношении северо-восток европейской части СССР изучен очень хорошо. Об этом свидетельствуют карты распространения видов во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977), на которых

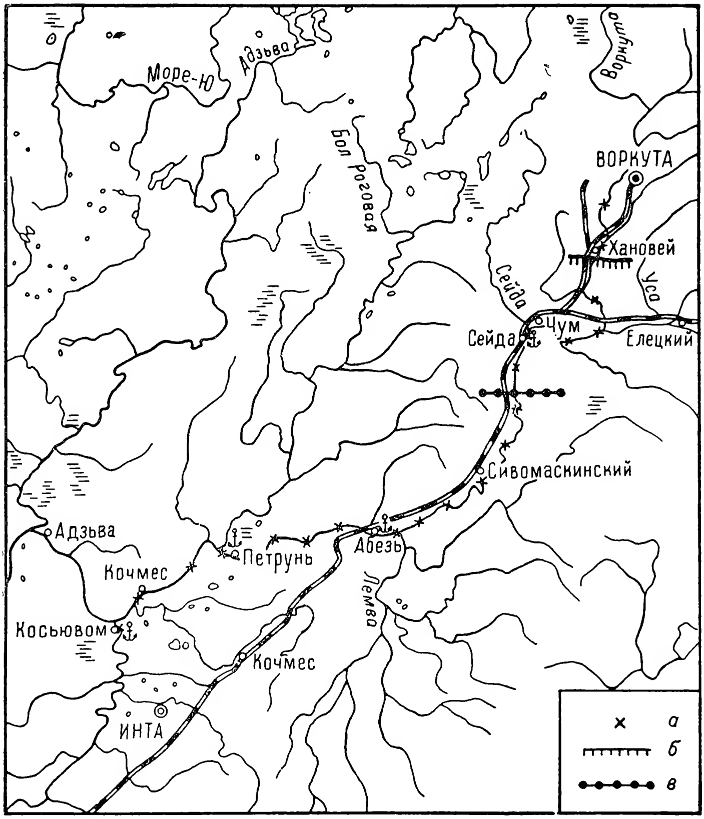


Схема сплавного маршрута по рекам Воркуте и Усе.

а — стоянки, маршруты на водораздел; *б* — северная граница лесотундры; *в* — северная граница подзоны северной тайги.

густо помечены пункты сборов растений более чем за столетний период. На севере европейского Приуралья проведены и другие ботанические исследования в разных районах (Почвы и растительность. . ., 1972; Ребристая, 1977; Норин, 1979, и др.). Однако до сих пор не были охарактеризованы особенности зональных изменений растительного покрова. Между тем подобная информация совершенно необходима при реконструкции истории растительного покрова региона, а также для прогнозирования его изменений в будущем. Понимая важность изучения пространственных изменений ландшафтов путем длинномаршрутных передвижений с пересечением зональных рубежей, руководство 1-й комплексной полярной экспедиции Ботанического института включило в план полевых работ сплав на резиновой лодке по рекам Воркуте и Усе от г. Воркуты (см. рисунок), осуществленный автором.

Район г. Воркуты расположен в условиях равнинно-увалистого ландшафта приблизительно в 40 км от Уральских гор. Наивысшая отметка в районе 183 м над ур. м. Растительный покров относится к южно-тундровому типу. На скатах увалов развиты ерниково-моховые и иво-ерниково-моховые тундры. При этом в нижних частях скатов и по депрессиям ерник может быть крупным (до 1 м выс. и с толщиной ствола внизу 2—4 см), в средних частях скатов заросли ерника не превышают 0.5 м, а наверху увалов и в незащищенных местах ерник превращается в стланичек, хотя и тут кустики могут подниматься до 20—25 см. Покрытие низких кустарников с доминированием ерника на больших площадях достигает 80—90 % и существенно снижается в верхних частях увалов, где обильны морозобойные голые пятна. Тундры, как правило, влажные, так как мощная моховая дернина и торфяный пласт под ней, подстилаемый мерзлотой, служат накопителями влаги, задерживающими и ее сток, и испарение. Основными компонентами надмохового яруса являются кустарнички *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, а также осоковые *Carex aquatilis*, *Eriophorum vaginatum*; на более-менее открытых участках обильна шикша.

Увалы во многих местах прорезаны долинами ручьев, круто спадающими к р. Воркуте, занимающей самый низкий гипсометрический уровень. Долины заняты густыми зарослями ивняков (*Salix lanata*, *S. phylicifolia* с вкраплением на нижних уровнях древовидной *S. dasyclados*) с разнотравным напочвенным покровом, включающим *Polemonium acutiflorum*, *Cardamine pratense*, *Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica*, *Rumex acetosa*, *Polygonum bistorta*, *Comarum palustre*, *Geranium albiflorum*, *Viola epipsila* subsp. *repens*.

Поскольку увалы образованы в суглинистой толще, подстилаемой валунной мореной, то их размыв идет очень интенсивно. Углубляясь и расширяясь, долины превращаются со временем в крупные овраги. Более пологие склоны оврагов, обращенные к северу, заняты в верхней части кустарничковыми тундрами, а более крутые (до 40°) верхние участки южных склонов с бугристым микрорельефом — луговинной растительностью с покрытием до 90 %. Здесь произрастают *Sanguisorba officinalis*, *Tanacetum bipinnatum*, *Cerastium vulgatum*, *Potentilla stipularis*, *P. nivea* subsp. *hookerana*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Draba hirta*, *Arnica iljinii*, *Empetrum nigrum*, *Androsace septentrionalis* и другие виды, имеются редкие, низкие (до 25—30 см) кустики *Salix lanata* и *S. hastata*. Среди прочей данная растительность выделяется в начале июля продвинутыми фенофазами. Ее субстратом служит влажный иловатый суглинок. В наборе видов сочетаются арктоальпийские, гипарктические и бореальные. В некоторых случаях дифференциация видов по высотным уровням очень показательна, несмотря на то что различие по высоте составляет всего 10—20 м. Так, только на одном участке, наиболее возвышенном над рекой, найдена *Dryas octopetala* subsp. *viscida* вместе с *Salix reticulata*. *Pedicularis oederi* и *Arctostaphylos alpina* встречаются немного ниже, но отсутствуют в нижней части ската. Заметим, что, несмотря на соседство распаханного поля, полоса тундры над перегибом в долину реки выражена во всех деталях, претерпевая высотные изменения от кустарниковой тундры внизу до типичной с голыми пятнами наверху. В переходной зоне между ними даже найден чрезвычайно редкий вид — *Corallorhiza trifida*.

Арктоальпийцы, таким образом, обнаруживаются преимущественно в верхних частях увалов близ реки, где сильнее проявляется влияние ветров. Однако участков, пригодных для арктоальпийцев, мало, и поэтому в целом они представлены слабо, многие найдены лишь в каком-то одном месте.

В пойме реки и околопойменных оврагах обстановка весьма бореальная. На южном склоне одного оврага найдена даже кустарниковая *Betula pubescens*. На открытых склонах в 30° надпойменной террасы высотой 2 м на влажном суглинке есть красочные хвощовые лужки с *Ranunculus monophyllus*, *R. repens*, *Solidago virgaurea*, *Veronica longifolia*, *Heracleum sibiricum*, *Angelica deccurens*, *Thalictrum minus*, *Alchemilla glomerulans*, *Pachypleurum alpinum*, *Phleum alpinum*. Нахождение отдельных кустиков *Salix hastata* и *S. lanata* позволяет предполагать, что со временем подобные участки будут покрыты ивняками, как это можно видеть на смежных участках.

Надпойменные террасы по большей части заняты травяными ивняками до 2 м выс. с обилием *Aconitum excelsum*. Такие ивняки произрастают в местах, где к реке идет пологий склон. В них доминируют *Salix phylicifolia* и *S. lanata*. Но в самой пойме и на надпойменной террасе под прикрытием высокого склона сформированы ивовые лески до 4—5 м выс. из *S. viminalis* и *S. dasyclados*. В них отсутствуют кустарниковые формы, что усиливает впечатление их «лесовидности», несмотря на малую высоту. Особенно они выразительны на террасах, где их не слишком затрагивает паводок. Здесь в лесках существует высокотравье из уже упоминавшихся борщевика, дудника, василистника, купальницы, чемерицы, вероники, а также *Lamium album*, *Delphinium elatum*, *Anthriscus sylvestris*, *Geranium albiflorum*, *Alopecurus pratensis*, *Cardamine macrophylla*, *Poa pratensis*, *Artemisia tilesii*, *Galium boreale* и более мелкие *Ranunculus monophyllus*, *Tussilago farfara*, *Equisetum pratense*, *Erysimum cheiranthoides*. Такой набор встречается и по соседству с ивовым леском, на открытом месте среди редких кустов *Salix lanata* и *S. phylicifolia*. Это — подлинная бореальная геохора, найти которую близ г. Воркуты явилось для нас большой неожиданностью. Она регулярно встречается ниже по р. Воркуте, в местах где близ реки имеются высокие склоны, но не прямо под ярами, обычно подмываемыми рекой, а несколько сбоку, там, где выражена надпойменная терраса.

В местах, где долина сильно расширена, как например близ пос. Хановей, надпойменные террасы, разделенные протоками, имеют крупные площади. На них чередуются обширные участки ивовых лесов и лугов. Видовой состав включает все прежние элементы высокотравья и, кроме того, обогащается *Geum rivale*, *Valeriana officinalis*, *Filipendula ulmaria*, *Cirsium helenioides*; появляются заросли *Ribes rubrum*. Структура лугов непостоянна, в одних местах преобладают одни виды, в других — иные. Можно сказать, что уже в 40 км к югу от г. Воркуты бореальная компонента растительного покрова существенно усиливается и не только за счет долинной растительности. В расширенной части долины ручья у подножья ската увала рядом с приручьевым ивняком обнаружено кочкарное болото из *Carex juncella* с высотой кочек до 0.5 м. В нем обитали также *Equisetum sylvaticum*, *Lactuca sibirica* и *Geum rivale*. Для всех этих видов район пос. Хановей представляет северный предел распространения в европейском Приуралье. Всего лишь в 5 км ниже пос. Хановей на обширной II надпойменной террасе высотой 4 м, внутри крупной излучины реки отмечены первые деревья *Betula pubescens* и *Picea obovata*. Вся терраса покрыта густыми зарослями ив (*Salix lanata*, *S. phylicifolia*, *S. hastata*, *S. glauca*) с примесью крупного ерника, из которых торчат одиночные или группами березы до 6 м и ели до 4 м выс. Последние тяготеют к краю террасы, где растут более крупные экземпляры до 15 см толщиной. Среди берез имеются корявые и прямоствольные деревья с листьями разной формы в зависимости от жизненности побегов. Под березами заросли кустарников расступаются, давая место лужкам с *Polemonium acutiflorum*, *Cirsium helenioides* и др. *Lonicera pallasii*, произрастающий тут же, севернее не проникает. С древесным форпостом сопряжен и *Juniperus communis* (до 1 м выс.), по длине хвои все же сближающийся с *J. sibirica*. На прогалинах среди зарослей нередок *Anthoxanthum odoratum*, также находящийся на северном пределе. Наконец, вдоль края прирусловых ивняков по соседству впервые по маршруту отмечены многоствольные деревья *Salix jenisseensis*.

Склон соседнего низкого увала пологий, и, хотя терраса укрыта, все же в этом трудно видеть основную причину существования здесь деревьев. Под склоном увала нет протоки, но имеется цепь озер, свидетельствующая о том, что некогда река текла напрямик и днище долины было значительно выше, чем теперь. К излучине от озер идет постепенный уклон, по которому ерниковая тундра на мощном моховом покрове иногда с обилием морошки или багульника сменяется ивняками, сначала без деревьев. Мерзлота залегает сразу под моховым ковром. Таким образом, древесный форпост здесь обусловлен не столько топоклиматическими условиями, сколько общим климатом. Об этом свидетельствует и тот факт, что сразу же к югу от форпоста деревьев в излучине р. Воркуты березы и ели растут и на увалах среди тундровой растительности.

Они обычно очень низкие, и ели имеют флаговую форму кроны. В направлении к югу за какие-нибудь 20 км количество деревьев быстро нарастает. Поэтому самые северные деревья индицируют начало лесотундровой зоны, северная окраина которой представляет узкий экотон с рединами. Его возникновение, судя по состоянию деревьев, относится к последним 100—150 годам, когда ель, береза, енисейская ива и ряд других бореалов продвинулись к северу по наиболее благоприятным для них экотопам.

Наряду с зональными изменениями растительного покрова произошли и литологические изменения. Если в тундровой зоне по р. Воркуте поверхностный субстрат был всюду один и тот же — тяжелый иловатый суглинок, только по берегам реки имелись моренные валунники, — то в лесотундре во многих местах вдоль реки появились пески, и террасы были образованы опесчаненным суглинком. В крупных излучинах реки на обширных террасах в лесотундре размещаются массивы ивовых лесов и косимых крупнотравных лугов. Этот тип геохоры, как было сказано выше, распространен и в тундровой зоне, но в лесотундре он заметно усилен. Ивовые леса здесь выше, травостой на лугах мощнее, в нем появляются виды, отсутствовавшие севернее: *Stellaria nemorum*, *Trisetum sibiricum*, *Galium verum*, *Senecio nemorensis*, *Cerastium davuricum*.

Уже близ с. Лёк-Воркута на водоразделе увеличивается облесенность, кроме редин, появляются редколесья и нормальные смешанные леса. Редины часто расположены на сухих тундровых скатах с толстой мохово-лишайниковой дерниной, на которой разбросаны кустики багульника, голубики, клоны брусники, шикши, толокнянки альпийской и стелющейся *Betula nana*, обычна *Carex globularis*. Крупные одиночные ели имеют «юбки». В рединах много карстовых просадок с болотами и озерками, в которых деревья не растут. Когда общая поверхность становится горизонтальной, болота и озерки образуют единую систему. Разделяющие их низкие гряды покрыты крупноерниковыми зарослями с *Salix glauca*, а деревья исчезают.

Болотные комплексы расположены на местах вытаивания жильных льдов и клиньев льда. Без изменений рельефа они переходят в низкие сырые разнотравные леса с преобладанием березы. По заболоченным опушкам таких лесов очень обилен подрост ели, а в глубине их встречаются старые вырубки с пнями ели до 30 см в диаметре. Село строилось из местного леса.

В низовьях р. Воркуты контрастность ландшафта еще более увеличивается. Близ реки обстановка типично бореальная. Склоны террас заняты злаковыми и разнотравными лугами. На террасах растут крупные ели и березы, а отмершие стволы *Salix dasyclados* достигают 30 см в диаметре. Мощное высокотравье в ивняках чередуется с болотцами из *Carex juncella*. Однако приречная полоса, вмещающая все это, имеет ширину менее 100 м. Далее следует уступ, над которым открывается обширное пространство ерниковой тундры с серебристыми полосами *Salix glauca* и редкими елями и группами берез. На расстоянии 2—3 км от реки на низких увалах имеются редколесья и леса.

На левобережье р. Усы против устья р. Воркуты лесные и безлесные пространства в целом занимают приблизительно одинаковые площади. Тундровый, лесотундровый и лесной типы растительности сочетаются здесь в едином ансамбле, причем на одинаковых элементах рельефа, а именно на равновысотных увалах. Это различие обусловлено ветровым режимом. Долина реки служит мощной ветровой трубой, и увалы, находящиеся на пути основных струй ветра, покрыты тундрой на мощном торфяном пласте. Такие же тундровые увалы есть и на наиболее возвышенной части водораздела. Некоторые увалы разрушаются, образуя системы холмов, соединенных перешейками и разделенных широкими ложбинками с зарослями ерника, среди которого возвышаются одиночные ели и березы. Местами в ложбинах заметны бывшие озера, теперь затянутые моховым ковром, но кое-где частично сохраняющиеся. Холмы имеют сухую, бугорковатую поверхность с лишайниково-моховым ковром, на котором обилен *Ledum palustre*, есть мелкий ерник, толокнянка, шикша, морошка, брусника, голубика, *Hierochoë alpina*, *Carex globularis*, *Huperzia selago* subsp. *arcticum*. Примечательно, что на этих холмах изредка встречаются останки крупных деревьев, следовательно, в недалеком прошлом они были облесены.

Всего несколько метров ниже водораздельных тундровых холмов существуют низкие (4—5 м), преимущественно березовые криволесья, в которых мало ели, но отдельные елки достигают 8—10 м выс., возвышаясь над криволесьем вдвое. Ерник образует густой подлесок. Такой характер растительного покрова наблюдается до самых гор, удаленных от водораздела примерно на 20 км.

Ближе к реке растительный покров типично северотаежный. В этом районе впервые по маршруту отмечены чернично-моховые смешанные березовые леса. Местами напочвенный покров чернично-шикшево- или голубично-шикшево-моховой, иногда с обилием морошки. Эти леса чередуются с разнотравными на более сырых местах. Их особенностью является обилие *Equisetum sylvaticum*. Ель расширяет в данном районе экологическую амплитуду и растет даже в ивняках по давно отмершим протокам в долине Усы, где не растет береза.

Поскольку бассейн р. Усы сопряжен с Уралом, то здесь обнаружились особенности растительности, отсутствовавшие в бассейне р. Воркуты, верховья которой находятся на равнине. На местах долгого лежания снега в боковых долинках, под их северными склонами, встречаются полунивальные луговины с весенним аспектом в середине июля. Их видовой состав включает такие виды, как *Sedum roseum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Carex umbrosa* subsp. *sabynensis*, не отмечавшиеся на р. Воркуте, а кроме того, *Viola biflora*, *V. epipsila* subsp. *repens*, *Trifolium lupinaster*, *Pedicularis oederi*, *P. sudetica*, *Pachypleurum alpinum*, *Trollius europaeus*, *Veratrum lobelianum*, *Salix reticulata*, *S. phylicifolia*, *S. hastata*, *Achillea millefolium*, *Polygonum viviparum*, *Alchemilla glomerulans*, *Betula nana*. Над такими участками растительность продвинута в своем развитии и отличается как отсутствием ряда видов из называвшихся, так и присутствием других: *Equisetum pratense*, *Geranium albiflorum*, *Ranunculus propinquus*, *Myosotis palustris*, *Rumex acetosa*, *Anthoxanthum odoratum*, *Juniperus sibirica*, *Hedysarum hedysaroides* subsp. *arcticum*, *Alopecurus pratensis*.

Богатые луговины с покрытием 90—100 % имеются и на слегка наклонной I террасе с валунами и замоховелыми пятнами сырого суглинка. В них также отмечен ряд видов, отсутствовавших в бассейне р. Воркуты: *Oxytropis sordida*, *Primula stricta*, *Pinguicula alpina*, *Botrychium lunaria*, *Erigeron eriocalyx*, *Aster sibiricus*, а кроме того, *Gentiana verna* var. *arctica*, *Bartsia alpina*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Trisetum sibiricum*, *Parnassia palustris*, *Thalictrum minus*, *Myosotis suaveolens* subsp. *asiatica*, *Vicia cracca*, *Carex acuta* и др.

На редкотравных галечниках обычен *Arabis petraea* subsp. *umbrosa*, также не встреченный на р. Воркуте, а как выяснилось впоследствии, и ниже по р. Усе. Среди видов, отмеченных в данном районе впервые по маршруту, назовем также *Millium effusum*, *Phalaroides arundinacea*, *Juncus brachyspathus*, *Urtica dioica*, *Stellaria palustris*, *S. nemorum*, *Dianthus superbus*, *Ranunculus gmelinii*, *Ribes pubescens*, *Adoxa moschatellina* (не в антропогенных условиях), *Pedicularis compacta*, *Linum perenne*. Таким образом, имеется целая серия видов в разных местообитаниях, связанных в своем распространении как с юга, так и с севера с р. Усой и не связанных с р. Воркутой, впадающей здесь в Усу.

В 5 км от устья Воркуты елово-березовый лес впервые на нашем маршруте, а также и на р. Усе выходит на надпойменной террасе высотой 4 м к самой реке. Это можно расценивать как одно из ландшафтных проявлений зональных изменений растительного покрова. Однако и ниже по р. Усе, т. е. южнее, довольно обычны безлесные увалы, находящиеся на пути константных ветровых струй. О последнем свидетельствует тот факт, что по соседству с безлесными увалами могут располагаться и облесенные, которые иногда даже выше безлесных. На склонах безлесных увалов к реке, в углублениях, до конца июля сохраняются снежники. Вдоль боковых долин безлесные увалы намного удаляются от р. Усы. Поверхность этих увалов покрыта мощной моховой дерниной, в значительной мере мертвой, на наиболее высоких уровнях нарушенной выплесками плывуна. Растительность представлена кустарничково-моховой тундрой, образованной преимущественно гипарктическими видами, но среди которых встречаются и типично тундровые виды: *Festuca brachyphylla*, *Pedicularis labradorica* и др.

В связи с увеличением вреза реки по ее берегам появились протяженные участки «валунных мостовых», наклоненных к руслу от уступа террасы, образованной суглинком или супесью. Появление этого нового типа местообитаний обусловило обогащение флоры бореальными видами на их северном пределе: *Rubus saxatilis*, *Hieracium umbellatum*, *Sagina intermedia*. На лугах и в луговых ивняках на террасе также отмечены новые виды: *Thalictrum simplex*, *Antennaria dioica*, *Atragene sibirica*.

Обширные околоречные возвышенности покрыты смешанными лесами, спускающимися по крутым склонам до берега реки. Склоновые леса обычно мезофильно-разнотравные с обилием *Chamaerion angustifolium*, *Delphinium elatum*, *Heracleum sibiricum*, *Poa nemoralis*, *Veronica longifolia*, *Rubus arcticus*, *Senecio nemorensis* и кустарниками *Rosa acicularis*, *Lonicera caerulea* subsp. *pallasii*, *Juniperus sibirica* s. str. и его переходные формы к *J. communis*. На таком лесном склоне посередине между устьем Воркуты и пос. Сейда обнаружен северный предел распространения на р. Усе *Alnus fruticosa*. Предел этот весьма резкий, т. е. при первом же появлении очень много ольхи, кусты ее очень крупные, обильно плодоносящие. Вместе с тем она обитает здесь только на крутых облесенных склонах к реке, а далее к югу исчезает и появляется снова уже южнее пос. Сейда.

Левобережье р. Усы против пос. Сейда представляет мало нарушенный человеком лесотундровый ландшафт приблизительно в 30 км к северу от границы лесотундры с подзоной северной тайги.

Боковые долины с ручьями в этом районе обычно расположены в местах, где суглинистая поверхностная толща замещается супесчаной, легче размываемой. Поэтому в таких долинах на склонах, обращенных на север, нередки глубокие выемки типа цирков, возникших в результате нивации. Снежники в них сохраняются до конца июля и, видимо, не каждый год дотаивают. В выемки стекают ручьи, дренирующие вышерасположенные сырые тундры и болота. Они очень энергично расчленяют поверхность толщи. Вдоль верхнего края долин на сухих песчанистых почвах с разреженным растительным покровом обнаружена *Dryas octopetala*, распространяющаяся отсюда на ближайшие галечники р. Усы.

Местами на наклонный валунный бичевник медленные поверхностные токи воды выносят сверху суглинок, забивающий пустоты между валунами. В случае, когда вода постоянно сочится, на таких местах возникают луговины с обилием *Pinguicula vulgaris*, *Phleum alpinum* и более обычными компонентами береговой растительности. На редкотравных валунных бичевниках обнаружены *Dianthus repens*, распространяющаяся, видимо, с севера, хотя не найденная выше по реке, и *Thymus talijewii*, проникающий сюда с юга.

На подножиях северных склонов в боковых долинках еще встречаются полунивальные луговины, обозначая места залеживания снега. Хотя облик этих луговин специфичен вследствие задержки фенофаз, многие их виды обычны и за пределами мест с залеживанием снега: *Polygonum bistorta*, *Salix hastata* и другие виды; но имеются и верные, индикаторные виды *Ranunculus pygmaeus*, *Sibbaldia procumbens*, *Cerastium cerastoides*, *Gnaphalium supinum*, которые к тому же не были отмечены в подобных луговинах в зоне лесотундры севернее.

Узкие надпойменные террасы, как уже говорилось, заняты густыми ивняками с одиночными елями, по краю которых находит северный предел распространения вдоль р. Усы *Pleurospermum uralense*. Однако если ширина террасы достигает 100 м и более и к тому же она отрезана от тундрового ската понижением, то на ней развит разнотравно-ерниковый ельник (обычно восстанавливающийся после вырубки через 30—40 лет).

Более обычным элементом ландшафта является узкая надпойменная терраса с ивняком, которая переходит в направлении от р. Усы в протяженный скат 3—4° с сырой, бугорковатой, ерниково-моховой тундрой, местами со сфагновыми участками или редкими голыми пятнами. Мощная моховая дернина составлена в основном политриховыми мхами. Мерзлота залегает близко к поверхности. Бугры покрыты лишайниками по мертвомоховому покрову. Состав видов очень беден. Он включает багульник, голубику, бруснику, морошку, толокнянку, *Loiseleuria procumbens*, *Carex globularis*, *Polygonum bistorta*, *Salix glauca*, редкие кусты до 1 м выс. *S. phylicifolia*. Имеются одиночные крупные ели, местами обилен ее подрост. В верхней части ската мохово-торфяная дернина истоньшается, возрастает обилие лишайников, а также шикши и толокнянки, клоны которых увеличиваются. На самом верху находится березовое криволесье 2 м выс. с феноменально изогнутыми стволами до 10 см толщ. и более. На соседних увалистых возвышениях существуют сырые ерниковые и ивово-ерниковые редколесья, занимающие обширные площади.

Южнее пос. Сейда вдоль р. Усы по низким местам тянутся ивовые леса и кустарниковые заросли с редкими елями и березами, а по высоким местам — антропогенные луга на месте березового мелколесья и сухих парковых ивняков. Местами по краю надпойменной террасы тянется полосой редколесье (но из огромных деревьев) с мощным разнотравьем. Далее следует закустаренное болото (иногда с кочками *Alopecurus pratensis*), переходящее в осоковое болото с окнами чистой воды. Затем начинается повышение с хорошим смешанным лесом.

Валунный материал слагает надпойменные террасы высотой около 4 м, почти доверху. На таких террасах развиты беломошники.

В 30—35 км ниже пос. Сейда по р. Усе происходит коренное изменение ландшафтов, выражающееся прежде всего в увеличении облесенности. Леса тянутся на десятки километров от реки в обе стороны, и лишь по низинам они замещаются болотистыми ивняками с бореальным набором видов. На дренированных надпойменных террасах появляются мощные ельники до 20 м выс., разнотравно-хвощевые и разнотравно-моховые с *Pyrola minor*, *Moneses uniflora*, *Trientalis europaea*, *Moehringia lateriflora*, *Atragene sibirica*, *Thalictrum minus* и другими видами, а также с кустами жимолости. На возвышенных местах большие площади заняты чистыми березняками высотой до 7 м с разнотравьем, в котором особенно обильны прикорневые листья *Delphinium elatum* и *Geranium albiflorum*. Таким образом, здесь распространены уже монодоминантные ельники и березняки, хотя смешанные леса и редколесья более обычны. Напочвенный покров в последних на высоких местах чернично-голубично-моховой; в подлеске много *Betula nana*; встречается мелкая *Sorbus aucuparia*.

В этом районе, как и в других, отмечены в разных условиях виды, не встречавшиеся выше по реке: рябина, одноцветка, грушанка малая, *Conioselinum vaginatum*, *Alchemilla obtusiformis*, *Senecio erucifolius*, *Ranunculus polyanthemos*, *Crepis paludosa*, *Utricularia vulgaris*, *Myriophyllum verticillatum*. Все это бореальные виды, тогда как типично тундровых видов в данном районе нет, имеются лишь виды, более или менее выходящие в тундровую зону из таежной зоны. Индикатором северотаежных условий в данном районе является древовидная форма *Alnus fruticosa*, встречающаяся среди таких же форм *Salix dasyclados* на склонах в боковые долинки с ручьями.

Ниже по реке прослеживается четкая закономерность: лес лучшего качества тянется узкой полосой вдоль края надпойменной террасы, а в направлении от реки он сменяется лесом плохого качества или кустарниковыми зарослями в заболоченном понижении. Объясняется это тем, что в первоначально лучших условиях дренажа по краю террасы деревья разиваются более мощные и своими корневыми системами поднимают уровень почвы, обеспечивая еще лучшие лесорастительные условия на краю террасы, в то же время способствуя заболачиванию в глубине ее. Мощные корни в лесу на краю террасы часто стелются по самой поверхности почвы. Эти леса имеют наибольшую фитомассу, составляющую не менее 1/2 пространственного контура, вмещающего лес 10—12 м выс. Если взять полосу 10 м дл. и 7 м шир., то фитомасса в ней занимает не менее 230 м^3. Исходя из того, что подземная фитомасса дерева составляет $^1/_5$—$^1/_4$ надземной его фитомассы, получаем массу корней 46—52 м^3, которая на площади 70 м^2 дает поднятие уровня земной поверхности порядка 70 см. В этих лесах существует весьма богатый набор видов, включающий *Galium boreale*, *Anthriscus sylvestris*, *Achillea millefolium*, *Stellaria nemorum*, *Thalictrum minus*, *Cardamine macrophylla*, *Valeriana officinalis*, *Ranunculus propinquus*, *Atragene sibirica*, *Vicia sepium* и другие виды, а также кустарники *Rosa acicularis*, *Spiraea media*, *Lonicera caerulea* subsp. *pallasii*. Видовой состав «краевого» леса весьма схож с таковым смежного заболоченного леса плохого качества, но ряд видов характерен только для первого: *Linnaea borealis*, *Moehringia lateriflora*, шиповник, спирея и др. Во втором — более обычна *Salix jenissejensis* (большие деревья).

Средний возраст елей в краевом лесу 100—120 лет. В нем обычны еще не совсем сгнившие пни крупных деревьев предыдущего поколения. Поэтому можно считать, что поднятие края террасы лесом на 0.5—1 м происходит в течение 200—250 лет.

Значительная облесенность ландшафта в 35 км ниже пос. Сейда не означает, что и дальше к югу вдоль р. Усы тянется сплошная северная тайга, хотя близ реки она прерывается лишь лугами и зарослями ив на болотистых местах. К тому же в тайге увеличивается структурное разнообразие, часто связанное с мезорельефом; появляются новые виды: *Lerchenfeldia flexuosa*, *Agrostis mertensii*, *Stellaria hebecalyx*, *Chamaepericlymenum suecicum*. Вместе с тем иногда на расстоянии меньше 1 км от реки начинаются массивы грядово-мочажинных болот. Торфяные гряды 1.5—2 м выс. сухие, с мощным черноземным слоем на поверхности, покрыты на склонах ерником, багульником, голубикой, шикшой, морошкой, толокнянкой, брусникой, близ мочажин — *Oxycoccus microcarpus*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex brunnescens*. Озерки-мочажины зарастают *Carex aquatilis*, *Eriophorum russeolum*. Характерно, что эти массивы протяженностью много километров иногда расположены на наклонной плоскости, и в верхней их части сплошной рисунок образуют торфяные гряды, а в нижней — озерки и мочажины. На склонах торфяных гряд кое-где растут одиночные ели и березы. Болота переходят в сильно заболоченные редкостойные ельники.

Эти же самые болота обычны и ниже по р. Усе. Но уже против пос. Сивая Маска между массивом подобных болот и лесами на высоком левобережье р. Усы начинаются идеально ровные сфагновые болота с *Menyanthes trifoliata*, *Carex rotundata*, *C. paralella*, *Oxycoccus palustris*. Здесь же в заболоченных редколесьях впервые по маршруту встречены *Carex pauciflora*, *C. magellanica* subsp. *irrigua*. Последний вид замещает здесь *C. rariflora*, характерный для осоковых болот в тундрах и лесотундрах.

Еще южнее, например в 10 км выше д. Кочмес, вахтово-сфагновые болота разделяют околоречные леса и грядово-мочажинные болотные массивы, составляя с последними единое целое. Кроме того, в этих болотных комплексах встречаются различные категории болот, выделенные Т. К. Юрковской (Растительность. . ., 1980), т. е. структура болотных массивов усложняется при движении в тайгу с севера. Наряду с крупнобугристыми и грядовыми озерно-мочажинными участками имеются плоскобугристые ерниковые, кустарничково-моховые с морошкой, травяно-сфагновые, осоковые и пр.

Грядово-мочажинные болота, наиболее просто устроенные и сравнительно небольшой площади, встречены нами впервые на р. Усе против устья р. Воркуты, т. е. в южной половине зоны лесотундры. Чем глубже в тайгу, тем значительнее и разнообразнее они представлены. Поэтому мы считаем такие болота северотаежными, лишь выходящими в лесотундру, а не заходящими в северную тайгу с севера, как считает Юрковская (цит. соч.). Происхождение этих болот, по-видимому, следует связывать с окончанием ледникового периода, после которого долгое время сохранялись погребенные жильные льды. Протаивание последних послужило образованию грядового мезорельефа, что способствовало дальнейшему образованию эпи- и сингенетических льдов, поддерживающих динамическое равновесие всей этой системы до сих пор и даже расширяющих ее. Интенсивный рост торфа в климате тайги является непременным условием этого автокоррелятивного процесса, отличая его в то же время от подобных процессов в тундровой зоне.

По мере движения к югу одни виды на грядово-мочажинных комплексах исчезают (*Hierochlöe alpina*, *Huperzia selago*, *Arctostaphylos alpina* и др.), а некоторые появляются (мирт, клюква и др.), т. е. в этом направлении усиливается «флористическая бореализация» болотных комплексов.

Параллельный процесс наблюдается и в других сериях сопряженных местообитаний. Так, происходит увеличение структурного разнообразия приречных (бичевниковых) комплексов, в которых сериальные группировки близ уреза воды сменяются сомкнутой растительностью на тех же валунных мостовых (но с иным уклоном), а последние переходят в высокотравно-луговые с быстро нарастающей ролью ив и задернения на натечных суглинках и супесях, перекрывающих валунное покрытие. Кое-где на бичевниках выходят коренные породы. С увеличением разнообразия условий обитания в связи с увеличением вреза реки в бичевниковых комплексах появляются новые виды и исчезают старые. В 20 км севернее пос. Сивая Маска впервые по маршруту отмечены *Orchis maculata* (совместно с формой, выделяемой как *O. fuchsii*), *Chorisperma tenella*, *Camelina microcarpa*, *Geranium sylvaticum* наряду с тем, что появившиеся севернее виды здесь более обильны: *Antennaria dioica*, *Rubus saxatilis*, *Hieracium umbellatum*, *Sagina procumbens*, *Pleurospermum uralense* и др. В 12 км ниже пос. Сивая Маска бичевниковый комплекс обогащается *Prunella vulgaris*, *Epilobium hornemannii*, *Euphrasia frigida*. Здесь еще встречаются такие северные виды, как *Oxytropis sordida*, *Bartsia alpina*, *Hedysarum hedysaroides*, но уже отсутствуют *Astragalus alpinus* subsp. *arcticus*, *Potentilla gelida* subsp. *hyparctica* и др.

К существенным зональным изменениям лесов ниже пос. Сивая Маска относится их освобождение от ерникового подлеска. Ерник образует разреженные заросли лишь в безлесных болотистых понижениях. Леса же относительно сухие, кустарничково-моховые, часто чернично-моховые с обилием шиповника, рябины, дёрена, с *Diphasiastrum complanatum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Melampyrum pratense*. В 7 км ниже пос. Горняк обнаружен северный форпост *Populus tremula*, приходящийся на высокий приречный склон. Осина здесь разновозрастная, до 8 м выс., весьма обильная, но сосредоточена на одном участке. Появление осины совпадает с сильным снижением активности *Betula nana* и *Salix lanata*. Можно также заметить, что обнаружение нового вида дерева связано с находками целой серии новых видов травянистых растений.

Всего лишь в 10 км от местонахождения осины ниже по р. Усе последнее подтверждается снова. Здесь, в 7 км выше устья р. Лемвы на обширных надпойменных террасах чередуются луга, заросли древовидных ив до 10 м выс. и *Alnus fruticosa*, участки смешанного леса с огромными березами, в сырых понижениях березово-ольховые леса со слоем листового опада и обильным трухлявым валежником. Заросли таволги окружают грязные лужи. Точно такой ландшафт обычен по сырым опушкам лесов в Ленинградской обл. Поэтому неудивительно было найти здесь многоствольные деревья *Padus avium*, весьма обильную *Ribes nigrum*, а также *Dryopteris spinulosa*, *Oxalis acetosella*, *Rubus sachalinensis*. Еще в 5—6 км ниже в таких же условиях добавилась *Rorippa amphibium*, по старицам появился обильный *Potamogeton alpinus*, а на сырых кочковатых лугах с фоном *Deschampsia cespitosa* — *Veronica officinalis*. Щучковые луга также представляют новшество по нашему маршруту. Эти луга некосимые и, видимо, имеют естественное происхождение в результате самоизреживания ивняков с последующим вытеснением остающихся кустов дернистой щучкой.

Лесной тип растительности не претерпевает принципиальных изменений вплоть до д. Кочмес. По-прежнему вдоль реки тянутся ивовые леса или кустарники, чередующиеся с косимыми лугами. Но нередко к реке выходят таежные леса, еловые или смешанные. Они делятся на 2 крупные категории: разнотравные и кустарничково-моховые. В пределах этих категорий существует большое разнообразие флористических и структурных вариантов, часто обусловленных топологически или особенностями субстратов, или случайно в силу попадания либо непопадания в данное место диаспор какого-либо вида. Сочетание разных вариантов растительности более закономерно связано с местным рельефом и субстратом. Так, ниже пос. Абезь на 20 км близ реки располагаются камы с пластом песка, включающим гальку в верхней части. На них существует либо березовое мелколесье, либо хороший смешанный лес, но и в том и в другом случае в напочвенном покрове чередуются сухомоховые пятна, мелкотравные с *Festuca ovina*, участки обнаженного субстрата и пятна беломошника, т. е. типично боровой покров. В соседних понижениях на одном уровне располагаются бугристые болота с мочажинами и болотистые еловые редколесья с ерником, переходящие либо в разнотравные, либо в чернично-моховые леса, не отличающиеся от расположенных на более высоких уровнях.

Выше д. Петрунь на 20—25 км начинаются почти сплошные пески и на высоких, и на низких террасах. Местами на них развиты дремучие ельники, но лишь в том случае, если имеются отмершие протоки, служащие дренажными каналами. Ельники разнотравные, в направлении от реки они замещаются смешанными лесами, которые постепенно переходят в грядово-мочажинные болота с обилием *Salix myrtilloides*. Такие же болота имеются и на плоских возвышенностях, кончающихся у реки высоким склоном, на пологих участках которого существует смешанный лес. Пески не мешают заболачиванию, если в их толще имеется ортзандовый горизонт, располагающийся на глубине около 1 м. Фактически влияние песков на растительность заметно лишь близ реки. На надпойменных террасах оно связано с появлением крупноствольных злаковых березняков или беломошного мелколесья. Песчаные луга по возвышенным берегам реки сохраняют большую часть видов, не связанных с песками, но среди них появляются *Rumex acetosella*, *Silene tatarica*, *Festuca canina*, *Calamagrostis epigeios*, *Agrostis canina*, *Elymus fibrosus*.

На суглинистых берегах также появляются новые виды: *Agrostis stolonizans*, *Pedicularis palustris*, *Mentha arvensis*, *Eleocharis palustris*, *Gnaphalium uliginosum*, а вдоль лесных опушек — *Cacalia hastata*.

Близ д. Кочмес поверхностное залегание супеси на приречной возвышенности связано с появлением осинового леса, в основном черничного, и единичной *Pinus sylvestris*. Менее чем в 10 км ниже по р. Усе, близ устья р. Косью, сосна уже обычна. Она растет на сухих местах с кустарничково-моховым покровом, и деревья здесь 7—8 м выс. Однако больше сосны отмечено на бугристых сфагновых болотах, где она имеет высоту 2—4 м. Болота эти занимают высший уровень местности, где они чередуются с заболоченными смешанными лесами. Как и ранее, новые по маршруту виды распределены по участкам с разными условиями. К ним относятся *Limosella aquatica*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Polygonum* *amphibium*, *Pinguicula villosa*, *Batrachium divaricatum*, *Angelica archangelica*, *Carex loliacea*, *Stellaria alsine*, *Cystopteris montana*.

В рамках журнальной статьи невозможно осветить все наблюдения на 400-километровом маршруте, но нельзя обойти молчанием отсутствие лиственницы в бассейне р. Усы.[1] Это тем более странно, что она обычна как на Печоре, в которую впадает Уса, так и на Полярном Урале, где она главенствует над елью. Таким образом, климатическими причинами отсутствие на р. Усе лиственницы необъяснимо. Заметим, однако, что между Полярным Уралом и пределами древесной растительности на европейском Северо-Востоке существует обширная полоса кустарниковых тундр на высоте около 200 м над ур. м. Она служит препятствием для современного расселения лиственницы с востока, хотя лиственница уже перевалила Уральский хребет. Наиболее приемлемым нам представляется историческое объяснение. Ледниковый период сибирская лиственница переживала в более южных, чем ель, районах. И ель распространялась на север сразу после стаивания льдов, тогда как лиственница существенно запаздывала. Надо полагать, что лиственница в настоящее время продвигается в бассейн р. Усы с запада, но этому препятствует занятость ландшафтов елью.

В заключение отметим, что зональные рубежи на равнине севера европейского Приуралья имеют довольно резкий характер в отличие от других равнинных территорий, например на Западном Таймыре. Приречные ивовые леса в тундровой зоне являются реликтовыми со времени голоценового оптимума. Они и сейчас выступают как продолжение бореальных ивовых лесов к северу вдоль рек, изменяясь качественно под давлением среды. Вместе с тем тундровые виды продвигаются далее всего к югу по приречным местообитаниям, что, возможно, связано с направлением течения реки, т. е. с механическим переносом их диаспор. В других рядах однотипных геосистем при движении с севера на юг происходят перестройки в соответствии с зональными условиями. Например, тундровые болота сменяются таежными, луговины замещаются лугами, заросли ивняков — лесами. Изменения однотипных геосистем связаны с увеличением площади отдельных выделов и усложнением структур этих выделов и всего их местного комплекса. Соответственно наблюдается флористическое обогащение, происходящее в разных рядах однотипных геосистем.

ЛИТЕРАТУРА

Норин Б. Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Почвы* и растительность восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1970, ч. 1. 282 с.; 1972, ч. 2. 320 с. — *Растительность* европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — Флора северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1. 274 с.; 1976, т. 2. 316 с.; т. 3. 294 с.; 1977, т. 4. 312 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 V 1987.

---

[1] Литературные указания на наличие лиственницы в бассейне р. Усы основаны на искусственных посадках ее близ пос. Абези, в д. Петрунь и, быть может, в других селениях. Интродуцированная лиственница (с Печоры) растет здесь очень хорошо.

УДК 630*182 : 630*181.63 Бот. журн., т. 73, №2

Р. В. Озолинчюс

ВЫБОР КРИТЕРИЯ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ НАЧАЛА ОБРАЗОВАНИЯ ЛЕСНОГО ЦЕНОЗА

R. V. OZOLINCHYUS. SELECTION OF THE CRITERION FOR THE DETERMINATION OF THE INITIATION OF FOREST COENOSIS

На основе исследований роста и строения крон деревьев в экспериментальных посадках *Pinus sylvestris* и *Picea abies* разной первоначальной густоты (от 0.8 до 200.0 тыс. шт/га) показано, что в процессе образования лесного ценоза (смыкание крон) изменяется весь комплекс морфологических показателей дерева. Обсуждается пригодность различных параметров дерева для определения начала образования лесного ценоза. Предлагается за критерий его образования использовать суммарный линейный прирост ветвей дерева.

Основным признаком растительного сообщества, согласно В. Н. Сукачеву (1928), является взаимное влияние растений друг на друга. По словам М. В. Маркова (1962), фитоценозом следует называть совокупность растительных организмов, живущих совместно на одной территории и связанных сложными взаимоотношениями, приобретающими характер положительного или отрицательного влияния одного растения на другое. Б. Н. Норин (1968) считает, что фитоценоз — объединение взаимосвязанных растений, причем наличие взаимосвязей является основным его признаком. Здесь, возможно, следует отметить, что в советской фитоценологии обычно термины «фитоценоз» и «растительное сообщество» рассматриваются как синонимы (такой трактовки и мы будем придерживаться в настоящей работе). Однако, справедливости ради, надо сказать, что некоторые авторы приходят к выводу, что взаимовлиянию растений придается слишком большое значение, в результате чего сильно сужается понятие фитоценоза. Например, В. И. Васильевич (1983) полагает, что фитоценоз — не система взаимодействующих растений, а контур, характеризующийся определенным сходством растительности в разных его частях; растительное сообщество — лишь репрезентативный набор ценоячеек. Несмотря на споры и дискуссии в фитоценологической теории, все-таки взаимовлияние растений есть и остается как один из основных признаков растительного сообщества.

Среди показателей, используемых для определения начала образования лесного[1] сообщества (ценоза), особое место занимает момент смыкания крон деревьев. Именно с наступлением смыкания надземных частей деревьев проявляется заметное влияние индивидов друг на друга, формируется лесная среда. Этот показатель (смыкание крон) наряду с другими использовался и при переводе лесных культур в покрытую лесом площадь. Однако некоторые авторы (Kairiūkštis, Juodvalkis, 1975; Кайрюкштис, Юодвалькис, 1976) считают, что взаимовлияние деревьев начинается еще до смыкания крон и момент смыкания не может служить критерием начала образования ценоза. В литературе также имеются данные, указывающие, что к моменту смыкания крон верхние горизонты почвы бывают уже полностью освоены корнями (Ахромейко, 1950), а надземная часть может смыкаться позже корней (Комаровский, 1969). Таким образом, одним из критериев определения начала образования лесного ценоза может быть и момент смыкания корневых систем. Ведь фитоценозом принято считать участки, если растения смыкаются своими надземными или подземными частями (Сукачев, 1928; Марков, 1962; Миркин, Розенберг, 1978, и др.).

---

[1] В данной работе мы применяли термин «лесное сообщество (ценоз)», хотя рассматриваем вопросы морфологических изменений лишь древесных растений при их совместном произрастании. Обычно в лесоводственной литературе такой ценоз называют древесным сообществом (Нестеров, 1960) или дендроценозом (Маслаков, 1984). С другой стороны, древесной ценоз (дендроценоз) является основной, ведущей частью лесного сообщества. Следовательно, его образование влечет за собой и образование лесного фитоценоза.

Момент образования лесного ценоза, следуя литературным данным, в естественно формирующихся молодняках можно определить и по характеру изменения числа деревьев на единице площади, так как переход открытых группировок древесных растений в относительно закрытый ценоз (в данном случае имеются в виду лишь ценотические отношения между деревьями одного яруса) представляет собой рубеж, который характеризуется максимальной численностью деревьев. При этом максимум численности считается важным ценотическим показателем, свидетельствующим о том, что ценоз из открытых древесных группировок превратился в относительно закрытую систему (Кайрюкштис, 1959; Бузыкин, 1963, 1981; Казимиров, 1971; Кофман, Кузьмичев, 1981, и др.).

Иначе дело обстоит в искусственно созданных молодняках. Здесь уже с первых лет жизни посадок отмечается снижение числа саженцев на единице площади, что подтверждается многими авторами, изучавшими особенности роста лесных насаждений. Значит, определить момент образования ценоза по числу деревьев на единице площади в искусственно созданных насаждениях весьма сложно (снижение прироста деревьев до смыкания древостоя нельзя считать результатом их ценотической жизни). С другой стороны, снижение числа деревьев на единице площади после смыкания крон уже есть результат взаимовлияния деревьев (т. е. их ценотической жизни) на протяжении какого-то определенного промежутка времени. По этой причине снижение числа деревьев нельзя использовать при определении начальной фазы взаимовлияния деревьев, а следовательно, и для образования ценоза. Это касается как искусственно созданных насаждений, так и естественно формирующихся.

Из вышесказанного следует, что пока нет четких и объективных критериев определения начала образования лесного ценоза. В связи с этим исследования особенностей роста деревьев и строения их крон в процессе образования ценоза, т. е. в процессе смыкания древостоя, могли бы представлять большой интерес не только для более глубокого познания механизмов внутривидовых отношений, но и для выявления искомого критерия. Однако детальные исследования строения крон в процессе образования лесного ценоза остались в стороне и не получили надлежащего внимания.

Объект и методика

Исследования проведены на трех стационарах Литовского научно-исследовательского института лесного хозяйства. В 1974—1975 гг. на двух из них заложены экспериментальные посадки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), а на одном — ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) разной первоначальной густоты (от 0.8 до 200.0 тыс. шт/га). Условия местопроизрастания сосновых посадок — B_2, а еловых — C_2 (условия местопроизрастания представлены по Погребняку). В каждом варианте густоты (в каждом стационаре заложено по 7 вариантов посадок, различающихся между собой первоначальной густотой) у 100—150 деревьев определяли прирост в высоту за весь период их роста. Кроме того, примерно у 30 модельных деревьев из каждого варианта густоты был проведен анализ формирования крон (в учет брались только такие деревья, которые имели полное окружение, т. е. со всех сторон были окружены соседними деревьями). У них определяли годичный прирост в высоту, прирост всех ветвей в длину в течение 7—8 лет, угол наклона побегов. У 3—5 модельных деревьев устанавливали суммарный линейный прирост побегов текущего года в каждой мутовке и морфометрические параметры хвои. Морфометрический анализ параметров хвои и ее ориентации осуществлен по оригинальной методике (Кайрюкштис, Озолинчюс, 1985; Озолинчюс, 1987). Контролем служили параметры крон деревьев в варианте наименьшей густоты посадки (в дальнейшем их условно будем называть свободно растущими).

В экспериментальных посадках ели европейской первоначальной густоты 12.5, 25.0, 50.0 и 100.0 тыс. шт/га выделены опытные участки с 30—35 деревьями каждый, на которых обыкновенным стеклом были изолированы корневые системы каждой ели. Изолирование корневых систем произведено до глубины 30—35 см, так как у ели основная масса корней располагается в верхнем 20—30-сантиметровом слое почвы. В процессе роста и постепенного смыкания крон у всех опытных и контрольных деревьев изучали рост и формирование их крон. Контрольными служили параметры крон деревьев в соответствующем варианте густоты, корневые системы которых были не изолированы.

Результаты и обсуждение

Результаты исследований показали, что при отсутствии выраженного взаимовлияния между индивидами рост деревьев не зависит от густоты посадки, а имеющиеся различия в приросте (иногда существенные) определяются в основном неоднородностью почвенных условий и генетическими особенностями индивидов.

Вступление деревьев во внутривидовые взаимоотношения характеризуется сменой ростовых процессов. По мере сближения крон сначала прирост деревьев в высоту увеличивается (в среднем на 10—15 % от прироста свободно растущих деревьев), а затем падает. Подобное явление отмечено как у сосны, так и у ели. На такое увеличение прироста в высоту в начальной фазе формирования лесного ценоза указывают и результаты исследований роста экспериментальных посадок ели европейской разной первоначальной густоты (Kairiūkštis, Juodvalkis, 1975), а также анализ хода роста разногустотных сосняков (Кондратьев, 1959). Это подтверждают и работы некоторых авторов (Пинчук, 1961; Бъчваров, 1981, и др.), полагающих, что в первые годы жизни густые посадки могут иметь преимущество в росте перед редкими. Интересно отметить, что в исследуемых нами посадках изменения в приросте деревьев начинаются обычно еще до смыкания их крон.

Увеличение прироста в начальной фазе взаимовлияния деревьев объясняется как ответная реакция дерева на раздражение (Кайрюкштис, Озолинчюс, 1985). С другой стороны, можно предполагать, что во время смыкания крон особи достигают плотности, при которой уже проявляется «эффект группы»: растения в таких условиях по ряду признаков, в том числе и скорости роста, имеют преимущество перед одиночно выращиваемыми (Титов, 1978).

Как было отмечено выше, прирост верхушечного побега (прирост дерева в высоту) в процессе образования древесного ценоза сначала увеличивается, а потом снижается. Степень его реакции (оценивали процентами увеличения или снижения по сравнению с деревьями свободного роста) на влияние деревьев при ценозообразовании во многом обусловлена возрастом деревьев в момент смыкания крон (рис. 1). Чем больше первоначальная густота и, следовательно, чем деревья раньше вступают во внутривидовые взаимоотношения, тем в большей степени в процессе смыкания крон увеличивается, а потом снижается их прирост в высоту. Например, прирост деревьев в посадках первоначальной густоты 100—200 тыс. шт/га в процессе смыкания крон (возраст деревьев в момент смыкания 5—6 лет) снижается на 60—70 % по сравнению с приростом свободно растущих деревьев, а при первоначальной густоте 5—6 тыс. шт/га (возраст деревьев в момент смыкания 10—11 лет) резкого увеличения или снижения прироста в высоту в процессе смыкания крон совсем не наблюдается. Таким образом, с уменьшением первоначальной густоты посадок по такому показателю, как прирост в высоту, трудно определить момент начала образования лесного ценоза.

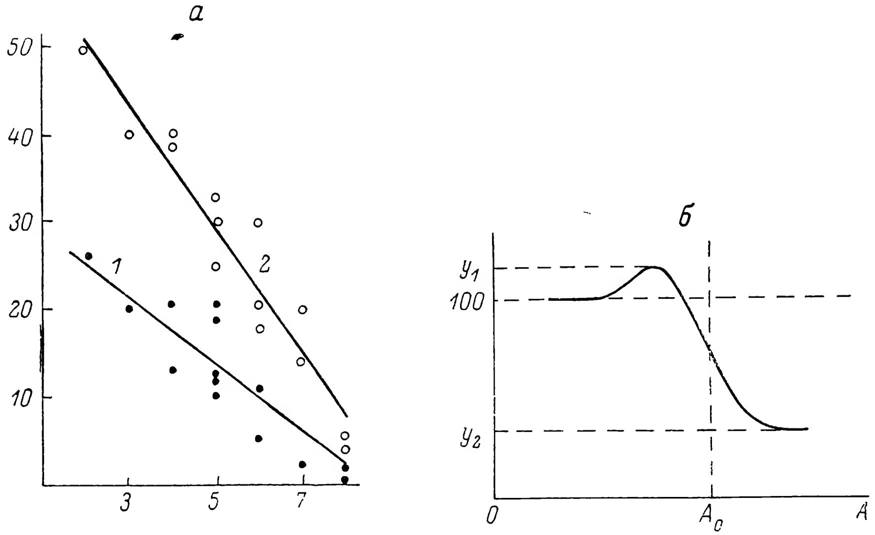


Рис. 1. Зависимость изменения прироста в высоту сосны обыкновенной в процессе образования лесного ценоза от возраста деревьев в момент смыкания крон.

а: 1 — увеличение прироста в высоту (y_1 — 100), 2 — снижение прироста в высоту (100 — y_2). По оси абсцисс — возраст деревьев в момент смыкания крон, лет; по оси ординат — изменение прироста в высоту, % от свободно растущих.

б — схематическое изображение изменения прироста в высоту при ценозообразовании. A_0 — возраст деревьев в момент смыкания крон, y_1 и y_2 — соответственно максимальный и минимальный прирост в высоту в процессе смыкания крон. По оси абсцисс — возраст дерева *A*, по оси ординат — прирост в высоту, % от свободно растущих.

Зависимость степени увеличения или снижения прироста в высоту в процессе смыкания крон от возраста деревьев, вступающих в ценотические взаимоотношения, сравнительно хорошо выражается уравнениями

$$y_1 = 33.37 - 3.82x \quad (r = -0.89),$$
$$y_2 = 66.19 - 7.28x \quad (r = -0.96),$$

где y_1 — увеличение прироста, % от свободно растущих; y_2 — снижение прироста, % от свободно растущих; x — возраст деревьев в момент смыкания крон, лет (возможные пределы использования уравнений — от 1 до 9 лет).

ТАБЛИЦА 1

Возраст деревьев в момент смыкания крон в экспериментальных посадках разной первоначальной густоты

Первоначальная густота, тыс. шт/га	Возраст деревьев в момент смыкания крон, лет	
	сосна обыкновенная (B_2)	ель европейская (C_2)
1.6	—	16
3.1	—	13
6.2	10	10
12.5	9	9
25.0	8	8
50.0	7	7
100.0	6	6
200.0	5	5

В свою очередь возраст деревьев в момент смыкания крон определяется первоначальной густотой насаждений, т. е. чем больше густота насаждений, тем раньше (моложе) деревья вступают во внутривидовые взаимоотношения. Как видно из данных табл. 1, мы не получили различий во времени смыкания экспериментальных посадок ели и сосны при одинаковой их первоначальной густоте.

Более детальные исследования строения крон показали, что перед изменением прироста деревьев в высоту изменяется прирост боковых ветвей в длину. Изменения прироста ветвей начинаются с нижней части кроны и постепенно передвигаются вверх. Выявлено также, что перед явным снижением в приросте ветвей (прирост ведущих — терминальных — побегов) наблюдается некоторое увеличение (табл. 2). Такой «волновой» характер изменения прироста при ценозообразовании, как раньше было нами отмечено, свойствен и верхушечному побегу. Кроме того, установлена еще одна закономерность поведения ветвей: ветви на сближение крон больше реагируют своим суммарным приростом, чем приростом ведущих (терминальных) побегов. Если прирост ведущего побега ветви снижается на 30—40 %, то суммарный прирост всех ее побегов — на 60—70 %. Такое снижение прироста ветвей в процессе смыкания крон изменяется более отчетливо, чем прирост дерева в высоту (табл. 3).

При вступлении деревьев во внутривидовые взаимоотношения изменяется не только прирост в высоту, но и другие параметры кроны. Самыми «чувствительными» признаками взаимного влияния деревьев оказались ориентация и морфологические показатели хвои. Установлено, что изменения первого из них в насаждениях ели европейской заметны еще до того момента, когда начинается снижение линейного прироста ветвей. Хвоинки, расположенные в нижней части побега, как бы поднимаются вверх и занимают положение хвоинок боковой позиции (поскольку параметры хвои в зависимости от места крепления на побеге сильно различаются, все хвоинки можно распределить в 3 группы, соответствующие верхней, боковой и нижней позициям). Нужно отметить, что угол крепления хвои к побегу — более консервативный показатель, чем ее ориентация по отношению к горизонтальной плоскости. В момент, когда изменяется ориентация хвои, уменьшаются и все ее параметры, причем длина и толщина — отчетливее, чем ширина. Смыкание крон особенно сказывается на хвоинках нижней позиции. Например, если длина хвоинок ели в верхней и боковой позициях по сравнению со свободно растущим деревом уменьшается на 22—26 %,

ТАБЛИЦА 2

Изменение прироста ветви, формирующей горизонтальную проекцию кроны, в длину (см) в процессе смыкания насаждений сосны обыкновенной разной первоначальной густоты

Первоначальная густота, тыс. шт/га	Возраст ветви, лет														
	1			2			3			4			5		
	$M \pm m_x$	% от контроля	расстояние *	$M \pm m_x$	% от контроля	расстояние	$M \pm m_x$	% от контроля	расстояние	$M \pm m_x$	% от контроля	расстояние	$M \pm m_x$	% от контроля	расстояние
Свободно растущие (контроль)	7.4±0.5	100.0		12.1±0.4	100.0		10.6±0.4	100.0		12.4±0.4	100.0		9.2±0.4	100.0	
10.0	6.3±0.3	96.8	87.6	11.4±0.3	94.2	65.0	10.3±0.4	97.2	44.6	10.2±0.4	82.3	25.6	6.8±0.5	73.9	12.6
15.0	6.1±0.3	82.4	70.0	11.4±0.4	94.2	48.2	10.4±0.4	98.1	29.4	9.3±0.5	75.0	13.3	5.7±0.4	62.0	2.8
25.0	6.0±0.3	81.8	54.2	9.9±0.5	81.8	35.5	8.0±0.4	75.5	19.2	7.2±0.4	58.1	5.8	3.7±0.4	40.2	—1.2
50.0	6.7±0.3	90.5	31.2	11.8±0.4	97.5	7.8	6.5±0.3	61.3	—5.0	4.7±0.4	37.9	—14.2	0.8±0.2	8.7	—18.2
100.0	7.5±0.5	101.4	17.8	10.1±0.6	82.5	2.4	5.6±0.5	52.8	—8.0	4.4±0.7	35.5	—14.8	0.9±0.3	9.8	—20.0

Примечание. * — расстояние между кронами, см; прерывистой чертой отмечено начальное увеличение прироста в высоту.

ТАБЛИЦА 3

Изменение прироста в высоту и суммарного прироста ветвей в длину у деревьев ели в процессе смыкания крон

Год после посадки	Густота посадки, тыс. шт/га							
	свободно растущие деревья (контроль)		6.2			12.5		
	прирост в высоту, см: $M \pm m_x$ % от контроля	суммарный прирост ветвей, м: M % от контроля	прирост в высоту, см: $M \pm m_x$ % от контроля	суммарный прирост ветвей, м: M % от контроля	расстояние между кронами, см	прирост в высоту, см: $M \pm m_x$ % от контроля	суммарный прирост ветвей, м: M % от контроля	расстояние между кронами, см
2-й	11.4±0.5 100.0	1.2 100.0	10.8±1.0 94.7	1.2 100.0	118.5	11.5±0.6 100.9	1.0 83.3	80.0
3-й	13.8±2.0 100.0	7.2 100.0	14.0±1.5 101.4	6.9 95.8	105.5	13.9±0.9 100.7	6.6 91.7	65.6
4-й	12.7±1.8 100.0	17.5 100.0	12.8±1.6 100.8	16.9 96.5	91.5	12.3±1.1 96.9	14.0 80.0	50.4
5-й	32.4±1.8 100.0	13.0 100.0	32.5±1.9 100.3	13.2 101.5	74.1	30.3±1.4 93.5	9.9 76.0	31.2
6-й	33.0±3.1 100.0	43.0 100.0	34.3±3.2 104.9	49.8 115.8	53.9	36.8±1.3 111.5	30.4 70.7	10.8
7-й	58.6±4.4 100.0	133.2 100.0	52.9±3.9 90.3	80.3 59.0	29.7	35.2±2.0 60.1	45.2 33.2	—7.6
8-й	77.6±3.2 100.0	383.3 100.0	66.0±4.1 85.1	129.1 33.7	3.5	37.7±1.8 48.6	69.5 18.1	—25.8

то нижней — на 32, а толщина — соответственно на 17—28 и 31, ширина — почти одинаково, на 17—20. Изменяется и соотношение ширины хвои с толщиной. Во всех случаях с увеличением степени взаимовлияния деревьев (степени смыкания) оно возрастает. Причем изменения этого соотношения начинают проявляться на нижней части кроны и наиболее четкими становятся у хвои нижней позиции (рис. 2).

Результаты изучения морфологических признаков хвои при взаимовлиянии ели и лиственных пород (Катрушенко, 1970) и данные наших исследований показывают, что изменения признаков хвои ели при внутри- и межвидовых взаимоотношениях весьма сходны.

После изменения вышеописанных морфологических параметров хвои прослеживаются и другие изменения в строении кроны: увеличиваются углы наклона побегов, снижается их прирост. Все это означает, что разные морфометрические показатели, по которым можно определить начальную фазу ценотических отношений, указывают на различное время начала формирования лесного ценоза. Так, например, если начальную фазу определить по моменту изменения ориентации хвои в горизонтальной плоскости, то эта фаза наступает гораздо раньше, чем в том случае, когда она определяется по изменениям прироста в высоту. Отсюда следует, что проблема определения начала образования лесного ценоза заключается в выборе того или иного параметра в качестве критерия. Так, если за критерий начального момента образования ценоза взять первичные изменения прироста в высоту, то не получим естественной картины, поскольку прирост в высоту, как уже было отмечено, изменяется с некоторым «опозданием» по сравнению с другими показателями. Ориентация хвои, хотя и является наи-

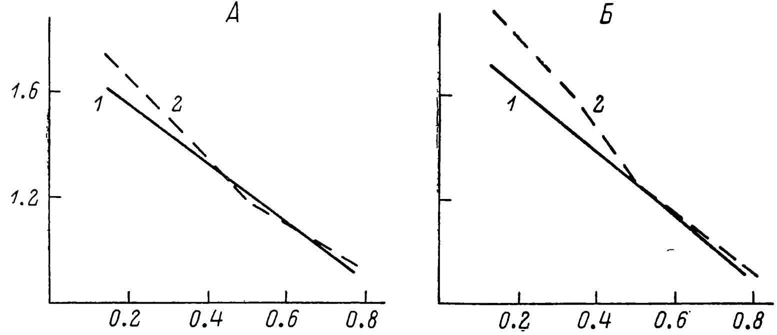


Рис. 2. Изменение соотношения ширины *а* и толщины *в* при смыкании крон.

1 — свободно растущие деревья (контроль), *2* — опытный вариант (6.2 тыс. шт/га). *А* — хвоя верхней позиции, *Б* — хвоя нижней позиции. По оси абсцисс — относительная высота кроны, по оси ординат — отношение *а*/*в*.

более «чувствительным» показателем к изменениям среды при ценозообразовании, однако определение ее изменений включает момент субъективности, из-за чего такой показатель более годен лишь для теоретических рассуждений. Кроме того, установить начальную фазу образования лесного ценоза по этому показателю в густых и очень густых посадках, когда в ценоз вступают деревья молодого (5—6 лет и моложе) возраста, почти невозможно, так как различия в ориентации хвои на побегах таких деревьев (свободно растущих и растущих в насаждении) выражены исключительно слабо. Это, наверно, обусловлено онтогенетическими особенностями деревьев (Серебряков, 1962).

Параметры хвои, по данным наших исследований, хотя одними из первых реагируют на изменения условий внешней среды в процессе смыкания крон, однако с увеличением степени влияния деревьев друг на друга они изменяются в меньшей степени, чем другие морфометрические параметры ветвей — прирост ведущих (терминальных), суммарный прирост ветви и т. д.

На наш взгляд, наиболее подходящим параметром дерева, изменение которого можно взять за критерий начала образования лесного ценоза, является суммарный прирост всех ветвей дерева. Как отмечалось выше, при ценозообразовании суммарный прирост ветвей дерева сначала претерпевает некоторое увеличение, а потом снижается. Однако выбрать критерием начала образования древесного ценоза момент увеличения суммарного прироста ветвей очень сложно, так как увеличение прироста бывает весьма незначительным — максимум на 10—15 %. Кроме того, оно наблюдается непродолжительно: если в редких посадках увеличение прироста можно зафиксировать в течение 1—2 лет в процессе смыкания крон, то в густых и очень густых посадках из-за резкоменяющихся микроценотических условий отметить такое увеличение чрезвычайно сложно, а порой и невозможно. О начальной фазе образования древесного ценоза можно судить по моменту начала снижения суммарного прироста ветви. В исследованных нами посадках ели европейской наступление начальной фазы образования лесного ценоза в зависимости от густоты посадки выражается уравнениями

$$A = -1.29 + 22.19x - 22.67x^2 + 8.04x^3 \quad (\eta = 0.97),$$

$$B = 33.89 - 183.53x + 244.54x^2 - 81.45x^3 \quad (\eta = 0.97),$$

где A — возраст насаждений, при котором снижается суммарный прирост ветвей дерева, лет; B — расстояние между кронами деревьев в момент снижения суммарного прироста ветвей, см; x — первоначальное расстояние между деревьями, м (возможные пределы использования уравнений — от 0.2 до 1.4 м).

Если в густых и очень густых посадках (15—200 тыс. шт/га) снижение суммарного линейного прироста ветвей наступает, когда кроны деревьев находятся на расстоянии около +10——10 см, то в более редких (5—10 тыс. шт/га) это расстояние увеличивается до 30 см. Все это говорит о том, что, хотя смыкание крон и является сравнительно легко определяемым показателем, используемым многими исследователями для отметки начала образования лесного ценоза, но момент смыкания крон и начало образования ценоза не совпадают. Особенно эти различия велики в редких посадках.

Среди множества предполагаемых факторов, определяющих характер и причину изменений в росте и строении крон при их смыкании, выделены 2 группы: подземные и надземные.

Из литературных источников следует, что взаимоотношения корневых систем, т. е. подземные факторы, нередко играют более важную роль, чем взаимовлияние надземных органов (Fricke, 1904; Röhring, 1964; Карпов, 1969; Рахтеенко, 1973; Бузыкин, 1981, и др.). Если такое влияние в процессе образования ценоза проявилось, то, естественно, смыкание корневых систем могло бы служить одним из критериев для определения начала образования лесного ценоза.

Изучая динамику роста и строения крон у деревьев с изолированными корневыми системами, мы установили, что смыкание крон на опытном и контрольном участках какой-то одной первоначальной густоты происходит почти одновременно — синхронно (табл. 4). Также установлено, что изоляция корневых систем не оказывает существенного влияния на рост деревьев и строение их крон в процессе образования ценоза. Прирост в высоту деревьев с изолированными корневыми системами составил 90—117 % от прироста деревьев, корневые системы которых изолированными не были. Однако эти различия не являлись существенными, хотя точность определения среднего значения прироста в высоту за отдельные годы на опытном и контрольном участках была достаточно высокой — в большинстве случаев ошибка не превышала 5 % (табл. 5). Также не отмечено существенных различий и между линейным приростом ведущих (терминальных) побегов боковых ветвей как в процессе смыкания крон, так и в последующем росте (табл. 6).

Данные нашего эксперимента и работы некоторых авторов (Титов, 1978) подтверждают, что у растений — индикаторов почвенного плодородия — взаимодействие надземных органов, их сомкнутость являются ведущим фактором, регулирующим рост таких видов. Как показывают данные исследований динамики радиационного режима в разногустотных еловых ценозах (Stakenas,

ТАБЛИЦА 4

Динамика смыкания крон деревьев с изолированными (опыт) и неизолированными (контроль) корнями

Год после посадки	Первоначальная густота, тыс. шт/га							
	12.5		25.0		50.0		100.0	
	расстояние между кронами, см							
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
2-й	67.9	71.9	47.4	42.6	26.8	23.1	14.8	12.6
3-й	56.5	58.3	33.5	30.6	10.8	10.8	2.2	0.9
4-й	44.6	43.3	22.4	18.1	2.4	0.9	—8.8	—11.5
5-й	31.5	23.8	7.5	2.7	—12.5	—14.4	—23.7	—24.6
6-й	8.7	3.5	—11.0	—15.5	—25.5	—28.0	—35.6	—38.3
7-й	—11.8	—7.6	—32.8	—26.0	—39.2	—36.7	—48.0	—43.8
8-й	—29.6	—25.8	—50.2	—42.8	—50.5	—44.3	—48.4	—44.6

Примечание. Минус перед цифрой означает степень перекрытия крон.

ТАБЛИЦА 5

Изменение прироста в высоту опытных и контрольных деревьев $\left(\frac{\text{опыт}}{\text{контроль}}\right)$

Год после посадки	Первоначальная густота, тыс. шт/га							
	12.5		25.0		50.0		100.0	
	$M \pm m_x$	разница, $\frac{\%}{t}$	$M \pm m_x$	разница, $\frac{\%}{t}$	$M \pm m_x$	разница, $\frac{\%}{t}$	$M \pm m_x$	разница, $\frac{\%}{t}$
2-й	$\frac{13.1\pm1.5}{12.0\pm0.6}$	$\frac{+9.2}{0.68}$	$\frac{7.5\pm0.7}{7.8\pm0.6}$	$\frac{-3.8}{0.32}$	$\frac{11.3\pm0.8}{9.6\pm0.8}$	$\frac{+17.7}{1.25}$	$\frac{10.4\pm0.9}{10.8\pm0.6}$	$\frac{-3.7}{0.38}$
3-й	$\frac{16.1\pm0.8}{14.1\pm1.0}$	$\frac{+14.2}{1.58}$	$\frac{11.3\pm0.9}{10.4\pm0.6}$	$\frac{+8.7}{0.60}$	$\frac{12.9\pm0.9}{11.1\pm0.6}$	$\frac{+16.2}{1.71}$	$\frac{13.0\pm0.8}{14.4\pm0.7}$	$\frac{-9.7}{1.39}$
4-й	$\frac{12.9\pm1.7}{12.4\pm0.7}$	$\frac{+4.0}{0.27}$	$\frac{8.6\pm1.2}{8.3\pm0.6}$	$\frac{+3.6}{0.22}$	$\frac{11.9\pm0.9}{10.1\pm0.4}$	$\frac{+17.4}{1.87}$	$\frac{10.9\pm0.9}{11.7\pm0.4}$	$\frac{-6.8}{0.81}$
5-й	$\frac{31.6\pm1.5}{30.3\pm1.4}$	$\frac{+4.3}{0.64}$	$\frac{21.3\pm2.5}{21.8\pm1.1}$	$\frac{-2.3}{0.18}$	$\frac{21.6\pm1.0}{19.2\pm0.8}$	$\frac{+12.5}{1.87}$	$\frac{21.6\pm1.0}{19.1\pm0.6}$	$\frac{+13.1}{2.14}$
6-й	$\frac{31.7\pm2.3}{36.8\pm1.3}$	$\frac{-13.9}{1.93}$	$\frac{27.3\pm2.3}{24.0\pm0.9}$	$\frac{+13.8}{1.36}$	$\frac{29.5\pm1.5}{26.1\pm0.9}$	$\frac{+13.0}{1.19}$	$\frac{24.7\pm1.2}{23.5\pm0.6}$	$\frac{+5.1}{0.74}$
7-й	$\frac{35.7\pm3.4}{35.2\pm2.0}$	$\frac{+4.3}{0.38}$	$\frac{31.0\pm2.7}{30.0\pm1.0}$	$\frac{+3.3}{0.34}$	$\frac{27.7\pm1.5}{30.7\pm1.0}$	$\frac{-9.8}{1.17}$	$\frac{21.1\pm1.1}{24.3\pm0.7}$	$\frac{-13.2}{2.45}$
8-й	$\frac{43.8\pm4.7}{40.7\pm1.7}$	$\frac{+7.6}{0.62}$	$\frac{37.6\pm1.4}{34.7\pm0.9}$	$\frac{+8.4}{1.80}$	$\frac{34.8\pm1.7}{34.7\pm0.9}$	$\frac{+0.3}{0.05}$	$\frac{27.3\pm1.8}{27.0\pm0.8}$	$\frac{+1.1}{0.15}$

Примечание. Для всех вариантов $t_{\text{табл}}$ при степени вероятности 0.95 равен 1.97—1.98. «+» — на опытном участке прирост в высоту больше, чем на контрольном; «—» — на опытном участке прирост в высоту меньше, чем на контрольном.

ТАБЛИЦА 6

Прирост ведущих побегов боковых ветвей ели на 8-м году после закладки эксперимента $\left(\frac{\text{опыт}}{\text{контроль}}\right)$

№ мутовки сверху	Первоначальная густота, тыс шт/га							
	12.5		25.0		50.0		100.0	
	$M \pm m_x$	$\frac{t}{t_{\text{табл}}}$	$M \pm m_x$	$\frac{t}{t_{\text{табл}}}$	$M \pm m_x$	$\frac{t}{t_{\text{табл}}}$	$M \pm m_x$	$\frac{t}{t_{\text{табл}}}$
1	$\frac{21.9\pm1.0}{19.8\pm0.4}$	$\frac{1.95}{1.98}$	$\frac{22.8\pm0.6}{20.1\pm0.4}$	$\frac{3.74}{1.98}$	$\frac{21.0\pm0.4}{21.0\pm0.3}$	$\frac{0.00}{1.97}$	$\frac{17.6\pm0.4}{18.3\pm0.3}$	$\frac{1.40}{1.97}$
2	$\frac{18.5\pm0.6}{16.7\pm0.4}$	$\frac{2.50}{1.97}$	$\frac{21.4\pm0.5}{18.4\pm0.3}$	$\frac{5.14}{1.98}$	$\frac{18.7\pm0.4}{19.1\pm0.3}$	$\frac{0.80}{1.97}$	$\frac{16.5\pm0.3}{16.8\pm0.2}$	$\frac{0.83}{1.97}$
3	$\frac{16.5\pm0.5}{15.6\pm0.3}$	$\frac{1.54}{1.98}$	$\frac{17.7\pm0.5}{15.6\pm0.3}$	$\frac{3.60}{1.98}$	$\frac{14.4\pm0.3}{14.6\pm0.3}$	$\frac{0.47}{1.97}$	$\frac{13.7\pm0.5}{12.6\pm0.3}$	$\frac{1.89}{1.97}$
4	$\frac{14.9\pm0.4}{14.0\pm0.4}$	$\frac{1.59}{1.98}$	$\frac{14.4\pm0.4}{13.6\pm0.3}$	$\frac{1.60}{1.98}$	$\frac{9.7\pm0.4}{9.9\pm0.3}$	$\frac{0.40}{1.97}$	$\frac{8.8\pm0.4}{7.0\pm0.3}$	$\frac{3.60}{1.97}$
5	$\frac{12.9\pm0.4}{12.6\pm0.3}$	$\frac{0.60}{1.98}$	$\frac{12.7\pm0.5}{11.8\pm0.3}$	$\frac{1.54}{1.98}$	$\frac{6.1\pm0.4}{6.4\pm0.4}$	$\frac{0.53}{1.98}$	$\frac{2.0\pm0.3}{3.1\pm0.2}$	$\frac{3.05}{1.97}$
6	$\frac{11.6\pm0.4}{10.6\pm0.4}$	$\frac{2.00}{1.98}$	$\frac{9.7\pm0.4}{9.8\pm0.4}$	$\frac{0.18}{1.98}$	$\frac{1.8\pm0.4}{2.8\pm0.4}$	$\frac{1.77}{1.98}$	$\frac{0.3\pm0.1}{0.4\pm0.2}$	$\frac{0.44}{1.98}$
7	$\frac{10.1\pm0.5}{8.4\pm0.3}$	$\frac{2.91}{1.98}$	$\frac{7.0\pm0.8}{7.2\pm0.4}$	$\frac{0.22}{2.00}$	$\frac{0.0\pm0.3}{0.4\pm0.2}$	$\frac{1.11}{2.03}$	$\frac{0.0\pm0.1}{0.2\pm0.2}$	$\frac{0.89}{2.06}$

Примечание. $t_{\text{табл}}$ представлен при степени вероятности 0.95.

Ozolinčius, 1987), одним из ведущих факторов, определяющих рост и строение крон в процессе образования лесного ценоза, являются по мере смыкания крон изменяющиеся микроэкологические условия в надземной части. Кроме того, корневые системы обладают высокой пластичностью: чтобы выйти из сферы интенсивного взаимного влияния, они уходят вглубь (Сукачев, 1928).

Из вышесказанного следует, что смыкание корневых систем не только трудноопределяемый показатель, но и не может служить хорошим критерием для установления начала образования древесного ценоза. Как отмечалось, наилучшим показателем, позволяющим определить начало образования лесного ценоза, является суммарный линейный прирост ветвей дерева. Следует отметить, что такое заключение относится только к лесным ценозам изучаемого нами региона. На северной границе лесов лесные ценозы, наверно, могут возникнуть и при далеко не сомкнутых кронах — в этом случае критерием может быть и смыкание корневых систем.

Обобщая результаты исследований, приходим к следующему: определение начальной фазы образования лесного ценоза (в пределах изучаемого нами региона) должно основываться на выборе какого-то морфологического показателя из надземной части дерева, а выбор конкретного признака обусловливается характером исследования. Когда требуется более точное определение начала образования лесного ценоза, выбор признака, по-видимому, должен основываться не на степени смыкания крон, а на изменениях морфометрии самого дерева (в частности, как показано, наиболее пригодным для этого является суммарный линейный прирост ветвей дерева).

ЛИТЕРАТУРА

Ахромейко А. И. Физиологическое обоснование разведения сосны в степях. Бузулукский бор. Т. 3. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 264 с. — *Бузыкин А. И.* Сосновые леса и лесовосстановительные процессы в бассейне р. Удры (Бурятская АССР). — Тр. Ин-та леса и древесины. Т. 57. Красноярск: Краснояр. кн. изд-во, 1963, с. 3—15. — *Бузыкин А. И.* О регуляции численности подроста хвойных и смене поколений. — В кн.: Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 101—108. — *Бъчваров Д.* Началната гъстота на черноборовите културы и влиянието и върху някои таксационни показатели. — Горскостоп. наука, 1981, т. 17, № 6, с. 3—22. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Казимиров Н. И.* Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 140 с. — *Кайрюкштис Л. А.* Формирование елово-лиственных молодняков. Каунас: Мокслас, 1959. 245 с. — *Кайрюкштис Л. А.*, *Озолинчюс Р. В.* Изменение роста и строения крон в процессе образования ценоза. — Лесн. хоз-во, 1985, № 5, с. 47—50. — *Кайрюкштис Л. А.*, *Юодвалькис А. И.* Явление смены характера взаимоотношений между индивидами внутри вида. — В кн.: Лесоведение и лесное хозяйство. Вып. 2. Минск: Вышэйш. шк., 1976, с. 16—24. — *Катрушенко И. В.* Анатомо-морфологические реакции подроста ели на конкуренцию со стороны лиственных пород. — В кн.: Фитоценология и биоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970, с. 71—75. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука. 1969. 336 с. — *Комаровский П. О.* Основы устойчивости искусственных насаждений после смыкания крон на сухих почвах. — Лесн. хоз-во, 1969, № 6, с. 44—48. — *Кондратьев П. С.* Новые данные наблюдений за ростом сосняков разной густоты. — Изв. ТСХА, 1959, вып. 2, с. 141—154.— *Кофман Г. Б.*, *Кузьмичев В. В.* Применение функции Гомперца к изучению динамики отпада в древостоях. — В кн.: Исследования динамики роста организмов. Новосибирск: Наука, 1981, с. 108—122. — *Марков М. В.* Общая геоботаника. М.: Высш. шк., 1962. 452 с. — *Маслаков Е. Л.* Формирование сосновых молодняков. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 168 с. — *Миркин Б. М.*, *Розенберг Г. С.* Фитоценология. Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с. — *Нестеров Н. С.* Очерки по лесоведению. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1960. 488 с.— *Норин Б. Н.* О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера). — Бот. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1268—1274. — *Озолинчюс Р. В.* Изменчивость морфометрических параметров хвои ели в зависимости от места ее крепления на побеге. — Лесоведение, 1987, № 2, с. 67—74. — *Пинчук А. М.* Влияние различной густоты посадки на рост сосны обыкновенной. — В кн.: Вопросы лесоводства и лесоведения / Тр. Ин-та леса и древесины. Т. 50. 1961, с. 43—48. — *Рахтеенко И. Н.* Взаимовлияние древесных растений в биогеоценозах. — Тр. ЛитНИИЛХ. Т. 15. Каунас, 1973, с. 117—125. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Титов Ю. В.* Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978. 152 с. — *Fricke K.* Licht und Schattenholzarten, ein wissenschaftlich nicht begründetes Dogma. — Zbl. ges. Forstwesen, 1904, Bd 30, Hf 8—9, S. 615—625. — *Kairiūkštis L.*, *Juodvalkis A.* Interrelation change among individuals within the species as a new phenomenon: Report to the XII International botanical congress. Kaunas-Girionys, 1975. 25 p. — *Röhring H.* Über die gegenseitige Beeinflussung der höheren Pflanzen. — Forstarchiv, 1964, Bd 35, Hf 2, S. 68—77. — *Stakenas V.*, *Ozolinčius R.* Cenozės susidarymas: medžių tarpusavio sąveikos ypatumai. — Girios, 1987, N 8, p. 11—12.

Литовский научно-исследовательский
институт лесного хозяйства,
п/о Гирионис.

Получено 24 III 1986.

УДК 581.324.44 : 582.475.4 : 581.526.66

Бот. журн., т. 73, № 2

В. А. Смагин

БОЛОТНЫЕ СОСНЯКИ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РСФСР

V. A. SMAGIN. MIRE PINE-FORESTS IN THE NORTH-WEST OF THE RSFSR

На основании материалов, собранных за 10 лет работы Северо-Западной экспедицией БИНа АН СССР, дается классификация болотных сосново-сфагновых сообществ, характеризуются их экотопы и географическое распространение. Они отнесены к 2 ассоциациям — Sphagnetum magno-pinosum (Филатов, 1913; Юрьев, 1913) и Sphagnetum betulo-pinosum (Филатов, 1913; Юрьев, 1913) — и выделены на основании флористического состава и ярусного строения.

Сосново-сфагновые болотные сообщества распространены в широком ареале: от Шлезвиг-Гольштейна (Schmitz, 1962) на западе до Западной Сибири (Кац, 1975) на востоке, от границы лесотундры на Кольском п-ове (Докукин, 1929) до Украинского Полесья (Бачурина, 1964) и Западно-Сибирской лесостепи (Кац, 1975) на юге. На Северо-Западе они распространены повсеместно и были неоднократно описаны в литературе (Филатов, 1913; Юрьев, 1913; Какс, 1914; Аболин, 1914; Богдановская-Гиенэф, 1928; Мазинг, 1958, 1964; Табака, 1959; Денисенков, 1968; Страздайте, Тауринскайте, 1983, и др.). Однако подробного регионального их исследования до сих пор проведено не было из-за недостатка данных. Н. Я. Кац (1975) сделал общий географический обзор олиготрофных сосново-сфагновых болот, он подразделил их на несколько типов по характеру растительности и строению торфяной залежи. Обзор Каца с неодинаковой степенью подробности охватывает различные регионы; так, для Северо-Запада указаны 2 типа: восточноэстонский и среднекарельский. Остальные части региона не рассматривались. Классификация болотных сосново-сфагновых сообществ на эколого-фитоценотической основе в начале века была проведена С. М. Филатовым и М. М. Юрьевым, А. М. Каксом, Р. И. Аболиным, выделившими ассоциацию Sphagnetum magno-pinosum (Spongium magno-pinosum), к которой отнесли сообщества с разреженным древесным ярусом из сосны высотой < 10 м, с обычными спутниками — *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Calluna vulgaris*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus palustris* — безотносительно к их количественным соотношениям, но без видов эвтрофных болот. Мезотрофные сфагновые болотные сосняки с примесью березы и с видами эвтрофных болот в травяно-кустарничковом ярусе они отнесли к ассоциации Sphagnetum betulo-pinosum. Ю. Д. Цинзерлинг (1932) сосново-березовые болотные сообщества с господствующей в травяном ярусе *Carex lasiocarpa* рассматривал в рамках групп ассоциаций Sylvosphagneta pinoso-fruticulosa и Sylvosphagneta pinoso-lasiocarpae-caricosa. Для первой характерно преобладание вересковых кустарничков над *Carex lasiocarpa*, виды эвтрофных болот или отсутствуют, или их очень мало, древесный ярус часто состоит из одной сосны. Для второй — преобладание в травяном ярусе *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Carex cinerea*, *Oxycoccus palustris*, лишь в небольшом количестве встречаются виды родов *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Ledum palustre*. А. А. Корчагин (1940) выделил 5 ассоциаций олиготрофных и мезотрофных болотных сосняков: 1) Pineto-angustifolii — Sphagnetum nano-betuloso-lyoniosum (в травяно-кустарничковом ярусе до 10 видов, преобладают *Betula nana* и *Chamaedaphne calyculata*, в меньшем количестве встречаются *Vaccinium uliginosum*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*); 2) Pineto-angustifolii—Sphagnetum eriophoroso-lyonisum (почти тот же состав, но преобладают *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*); 3) Pineto-angustifolii—Sphagnetum eriophorosum (в травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Eriophorum vaginatum*, в незначительном количестве встречается *Carex lasiocarpa*); 4) Pineto-angustifolii—Sphagnetum nano-betuloso-lasiocarpi-caricosum (в подросте встречаются береза, ель; в травяно-кустарничковом ярусе — 11—17 видов, преобладают *Betula nana* и *Carex lasiocarpa*, в незначительном количестве встречаются *Chamaedaphne calyculata* и *Oxycoccus palustris*); 5) Pineto-angustifolii—Sphagnetum lasiocarpi-caricosum (древесный ярус сложен из двух пологов — сосны и березы, есть разреженный кустарниковый ярус, в травяно-кустарничковом ярусе — 13—23 видов, преобладает *Carex lasiocarpa*, на некоторых участках в значительном количестве встречаются *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Oxycoccus palustris*.

Во всех 5 ассоциациях моховой ярус сложен исключительно или в основном *Sphagnum angustifolium*. И. Д. Богдановская-Гиенэф (1928) на основании различия в доминантном составе травяно-кустарничкового и мохового ярусов отнесла олиготрофные сосново-сфагновые сообщества к 6 ассоциациям. В более поздних работах авторы, использующие этот метод, стали относить олиготрофные болотные сосняки к большему числу ассоциаций и даже к нескольким формациям (Денисенков, 1968; Конойко, 1971, и др.). В Западной Европе, как отмечалось выше, таких сообществ очень мало, поэтому они и не отражены в большинстве классификационных схем, предложенных в этих странах исследователями, использующими метод Браун-Бланке. M. Yasnowski (1967) рассматривает олиготрофные болотные сосняки в ранге субассоциаций разных ассоциаций класса Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 43 : 1. Sphagnetum magellanici boreale pinetosum Jasn. 66, 2. Sphagnetum fusci pinetosum Jasn. 66. R. Tüxen (1955) предлагает отнести такие сообщества к классу Vaccinietea uliginosi.

В настоящей работе классификация растительных сообществ проведена на основании учета всего флористического состава, особенно видов экологически и географически значимых, а также ярусного строения сообществ.

Сосново-сфагновые болотные сообщества нами отнесены к древесному типу болотной растительности (Paludilignosa), к формации Sphagneta pinosa, к 2 ассоциациям: 1) Sphagnetum magno-pinosum, 2) Sphagnetum betulo-pinosum.

1. Ассоциация Sphagnetum magno-pinosum (Филатов, 1913; Юрьев, 1913) (табл. 1, 2). Выделенная ассоциация близка к описанной Филатовым и Юрьевым в 1913 г., что дает основание не менять данное ими название. Выделенная нами ассоциация несколько меньше по объему из-за того, что сообщества, где даже в очень незначительном количестве отмечены мезотрофные виды *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata* и другие виды, к ней не отнесены.

Ассоциация отличается от ассоциаций формации Pineta sphagnosa наличием 2 эдификаторных ярусов — древесного и мохового (сфагнового). Древесный ярус сложен *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* и f. *litvinowii* и отличается незначительной высотой (2—8 м, редко до 12 м) и малой сомкнутостью (0.1—0.4, очень

ТАБЛИЦА 1. Ассоциация Sphagnetum magno-pinosum

Синтаксоны	1												2											
	А				Б				В				А				Б				В			
Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Уровень воды, см	23	30	15	15	18	30	20	18	20	5	15	17	30	16	30	12	25	21	30	20	21	25	10	18
Глубина торфа, м	2.5	2.5	1	4	3	2	2.5	1.5	1.5	1	0.5	0.5	1	0.8	3	4.5	4	1.5	1	3	3	12	0.8	0.5
Число видов	10	13	11	19	20	16	18	14	16	12	17	19	19	18	14	16	18	14	15	18	17	7	21	20
Сомкнутость древостоя	0.2	0.3	0.2	0.2	0.4	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.4	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.2	0.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Pinus sylvestris } состав	10	10	9	10	10	10	10	10	10	10	10	10	9	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Betula pubescens } состав	—	—	1	+	—	—	—	—	+	+	—	+	1	—	—	—	—	—	—	+	+	—	+	—
Виды	Покрытие, %																							
Ch.																								
Eriophorum vaginatum	5	10	8	1	3	5	12	+	5	5	3	3	15	3	1	5	8	3	3	1	3	10	3	3
Oxycoccus palustris	3	+	5	+	+	3	10	+	+	+	1	1	5	2	1	3	+	1	3	2	+	2	1	3
Chamaedaphne calyculata	5	3	5	10	8	20	8	3	5	1	5	+	15	2	10	1	+	10	10	5	+	1	+	—
Andromeda polifolia	3	1	—	+	1	1	5	3	1	—	3	1	1	+	3	8	1	8	3	1	+	1	+	3
Ledum palustre	1	+	—	15	20	5	5	1	—	—	5	—	15	2	3	1	2	1	2	+	5	+	+	3
Vaccinium uliginosum	—	1	1	3	1	+	1	8	5	—	—	—	10	+	—	+	+	—	—	—	—	+	—	1
Drosera rotundifolia	—	1	—	+	—	+	+	—	+	—	+	+	—	1	+	+	1	—	+	1	+	+	1	+
Sphagnum angustifolium	70	55	45	15	45	15	40	75	20	—	25	80	50	20	50	70	15	35	40	10	20	10	5	20
S. magellanicum	20	40	10	70	45	40	5	20	5	20	40	15	30	75	15	5	5	20	30	40	50	50	—	—
d. 2																								
Calluna vulgaris	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	+	15	5	30	1	10	20	10	10	3	5
Oxycoccus microcarpus	—	—	—	—	—	+	5	+	—	—	—	—	—	1	—	—	—	1	+	1	+	—	1	+
Lichenes sp.	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	5	15	—	—	+	+	+	5	2
Sphagnum fuscum	—	3	—	—	—	35	30	—	60	—	+	—	—	1	20	15	40	35	20	30	20	40	50	70
d. A																								
Melampyrum pratense	5	3	—	+	1	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	—	1	—	—	—	—	—	—
d. Б																								
Rubus chamaemorus	—	—	—	—	20	20	10	5	1	5	8	1	—	—	—	—	20	12	20	35	15	15	8	—
d. B																								
Betula nana	—	—	—	—	—	—	—	—	40	5	1	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	5	2	5
Empetrum nigrum	—	10	1	—	—	15	15	1	5	3	+	+	+	—	—	10	15	—	3	5	3	15	12	20
Прочие виды																								
Sphagnum fallax	—	—	40	—	—	—	10	—	—	65	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20	—
Polytrichum alpestre	5	—	5	1	+	+	1	—	1	+	5	+	5	1	10	1	—	1	5	1	5	—	3	—

Примечание. 1 — субассоциация Chamaedaphnetosum, 2 — субассоциация Callunetosum, А — подтаежная раса, Б — южнотаежная, В — среднесевернотаежная, Ch. — характерные виды, d. — дифференциальные.

редко 0.5—0.6), тогда как в сообществах Pineta sphagnosa эдификаторную роль играет древесный ярус, сложенный сосной обычной формы; высота его, как правило, больше 12 м, сомкнутость 0.4—0.6. Кроме того, рассматриваемая ассоциация дифференцируется от Pinetum sphagnosum наличием *Andromeda polifolia*, *Drosera rotundifolia*, а также *Sphagnum fuscum*, который здесь часто является доминантом мохового яруса. Группа черники (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pleurozium schreberi*) представлена в незначительном количестве (табл. 2).

Ассоциация занимает окраинные части, склоны олиготрофных болот, где образует лесные кольца, а также хорошо дренированные центральные части. Для нее характерны глубокая торфяная залежь (2—5 м), кочкарный микрорельеф. Уровень воды в межкочьях расположен на глубине 18—40 см.

Ассоциация подразделяется на 2 субассоциации: 1) Chamaedaphnetosum (typicum) и 2) Callunetosum.

1.1. Субассоциация Chamaedaphnetosum subass. nov. (табл. 1, 2) дифференцируется отсутствием *Calluna vulgaris*. Моховой ярус сложен в основном 2 видами сфагновых мхов: *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*. В травяно-кустарничковом ярусе наиболее заметны *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*. Сообщества субассоциации насчитывают в среднем 10 видов сосудистых растений и 4 вида мхов. Субассоциация характерна для районов с континентальным климатом, на ее долю приходится 100 % описаний болотных сосняков в Калининской обл., 94 — в Новгородской, 89 — в районах Ленинградской обл. к востоку от р. Волхова. В ЭССР и Мурманской обл. не отмечена. Субассоциация близка, хотя и больше по объему, к ассоциации Pineto-angustifolii—Sphagnetum eriophoroso-lyoniosum (Корчагин, 1940).

1.2. Субассоциация Callunetosum (табл. 1, 2). Дифференциальный вид — *Calluna vulgaris*. Кроме того, для этой субассоциации характерны более высокая константность и обилие *Oxycoccus microcarpus*, *Ledum palustre*, лишайников. В формировании мохового яруса наравне со *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* участвует *S. fuscum*, причем ему часто принадлежит ведущая роль. Здесь отмечены *Sphagnum rubellum* и *S. nemoreum*. В травяно-кустарничковом ярусе ведущую роль начинает играть *Calluna vulgaris*.

В составе сообществ субассоциации в среднем насчитывается 11 видов сосудистых растений и 5 видов мхов. Субассоциация свойственна районам с океаническим климатом. К ней относятся все описания ассоциации, сделанные в Эстонии, Мурманской обл., северной части Псковской обл., большинство описаний в западных районах Ленинградской обл. и на Карельском перешейке. Не описана в Калининской обл., лишь одно описание сделано на Валдае, в Ленинградской обл. восточнее р. Волхова отмечена только на побережье Ладожского озера. Субассоциация близка, хотя и больше их по объему, к ассоциациям Pinus sylvestris—Calluna vulgaris—Sphagnum angustifolium ass. Osvald 1923, Pinus sylvestris f. litvinowii—Calluna vulgaris—Sphagnum fuscum ass. (Богдановская-Гиенэф, 1928). Кроме того, флористический состав ассоциаций неоднороден из-за несовпадения ареалов отдельных видов, приуроченных к определенным природным подзонам, с ареалом ассоциации, распространенной на обширной площади. На основании этих различий ассоциация подразделена на 3 географические расы: подтаежную, южнотаежную и среднесевернотаежную.

Подтаежная раса (табл. 1, 2) характеризуется отсутствием *Rubus chamaemorus* и *Betula nana*, меньшей константностью *Empetrum nigrum*, *Oxycoccus microcarpus* и лишайников, большей — *Melampyrum pratense*. Сфагновый покров сформирован в основном двумя видами: *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum*. К этой расе относится 80—90 % описаний ассоциации в Калининской обл.; в южной части Псковской и Новгородской областей сообщества этой расы, относящиеся к субассоциации Chamaedaphnetosum, соответствуют растительности южного варианта сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых восточноевропейских олиготрофных торфяников Каца (1975).

ТАБЛИЦА 2

Ассоциации Pinetum sphagnosum (1) и Sphagnetum magno-pinosum (2)

Синтаксоны	1	2.1			2.2		
		А	Б	В	А	Б	В
Число описаний	18	57	56	14	21	51	30
Число видов	51	53	44	33	32	50	46
Уровень воды, см	20—40	5—40	5—40	5—30	12—40	16—40	8—30
Глубина торфа, м	0.3—6	0.5—5	0.5—5	0.3—2	0.8—5	0.6—5	0.3—4
Высота древостоя, м	10—16	2—8	2—8	3—7	2—8	2—8	2—8
Виды							
Pinus sylvestris	V	V	V	V	V	V	V
Eriophorum vaginatum	V 1	V 2	V 1	V 1	V 2	V 1	V 1
Chamaedaphne calyculata	IV 1	V 2	V 1	V 1	V 2	V 2	IV 1
Sphagnum angustifolium	IV 4	V 4	V 4	IV 4	V 4	V 3	V 3
S. magellanicum	IV 2	V 4	V 3	V 4	V 3	V 3	IV 3
d. 1							
Vaccinium myrtillus	V 3	I +	I +	+ +	I +	r +	+ +
V. vitis-idaea	V 1	II +	II +	I +	II +	+ +	I +
Pleurozium schreberi	V 3	III 1	II 1	II +	III 1	III 1	III 1
Dicranum polysetum	IV 1	II +	I +	+ +	r +	II 1	I +
Carex globularis	II +	+ +	r +	+ +	—	—	I +
d. 2							
Andromeda polifolia	—	IV 1	V 1	IV 1	IV 1	V 1	V 1
Drosera rotundifolia	+ +	III +	III +	IV +	III +	IV +	IV +
Sphagnum fuscum	—	II 1	II 3	II 2	III 2	V 4	V 4
Oxycoccus palustris	III 1	V 1	V 1	V 1	V 1	V 1	IV 1
d. 2.2							
Calluna vulgaris	II 1	—	—	—	V 2	V 2	V 2
Ledum palustre	V 1	IV 1	IV 1	II +	V 1	V 2	V 1
Oxycoccus microcarpus	+ +	I +	II +	+ +	II +	IV +	III +
Lichenes sp.	III +	II +	II +	—	II +	III 1	V 1
Sphagnum rubellum	+ +	—	r +	—	+ +	II +	I +
S. nemoreum	I +	r +	r +	—	+ +	+ 1	II 1
d. А							
Melampyrum pratense	IV +	IV +	II +	II +	III +	II +	r +
d. Б							
Rubus chamaemorus	II 1	—	V 2	IV 2	—	V 2	V 2
d. В							
Betula nana	+ +	—	—	V 2	—	—	V 1
Empetrum nigrum	III +	III 1	IV 1	V 1	II 1	IV 2	V 2

Примечание. 2.1 — субассоциация Chamaedaphnetosum, 2.2 — субассоциация Callunetosum, А — подтаежная раса, Б — южнотаежная раса, В — среднесевернотаежная раса, d. — дифференциальные виды, римскими цифрами обозначены классы постоянства видов (r — < 5, «+» — 5—10, I — 10—20, II — 20—40, III — 40—60, IV — 60—80, V — 80—100), арабскими — баллы проективного покрытия («+» — < 1 %, 1 — 1—5, 2 — 6—15, 3 — 16—25, 4 — 26—50, 5 — > 50 %).

Южнотаежная раса (табл. 1, 2) дифференцируется присутствием *Rubus chamaemorus* и отсутствием *Betula nana*. Ведущую роль в формировании сфагнового яруса, особенно в субассоциации Callunetosum, наравне со *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* играет *S. fuscum*. К ней относится бо́льшая часть описаний ассоциации в Ленинградской обл., северной части Псковской обл., Эстонии. Сообщества данной расы, принадлежащие к субассоциации Chamaedaphnetosum, аналогичны описанным Кацем (1976) как растительность северного варианта сосново-пушицево-кустарничково-сфагновых восточноевропейских олиготрофных торфяников. Относящиеся к субассоциации Callunetosum — близки к описанным Кацем (1975) как растительность восточноэстонского типа сосново-сфагновых олиготрофных торфяников.

Среднесевернотаежная раса (табл. 1, 2) дифференцируется присутствием *Betula nana*. В травяно-кустарничковом ярусе, особенно в субассоциации Callunetosum, становятся заметнее *Oxycoccus microcarpus*, *Empetrum nigrum*, в моховом ярусе — *Sphagnum fuscum*, лишайники. К ней относятся все описания ассоциации, сделанные в Мурманской обл., бо́льшая часть описаний — на Карельском перешейке. Сообщества этой расы, относящиеся к субассоциации Callunetosum, аналогичны описанным Кацем (1975) для сосново-кустарничково-лишайниково-сфагнового варианта среднекарельского типа сосново-сфагновых олиготрофных торфяников, принадлежащих к субассоциации Chamaedaphnetosum, близки к сообществам, отнесенным к ассоциации Pineto-angustifolii—Sphagnetum nano-betuloso-lyoniosum (Корчагин, 1940), хотя не во всех из них *Betula nana* преобладает в кустарничковом ярусе.

Рассматриваемая ассоциация в процессе развития болота сменяет ассоциацию Sphagnetum betulo-pinosum, кроме того, она тесно связана динамически с ассоциацией Pinetum sphagnosum, которую вытесняет при ухудшении дренажа и, наоборот, которой уступает место при улучшении дренажа, вызванного природными или антропогенными процессами. Порой она сменяет ассоциации Sphagnetum fusci и Sphagnetum magellanici.

2. Ассоциация Sphagnetum betulo-pinosum (Филатов, 1913; Юрьев, 1913) (табл. 3, 4). Выделенная ассоциация близка к описанной в 1913 г. Филатовым и Юрьевым, что позволяет сохранить ее название и авторство. Она имеет больший объем за счет того, что включает сообщества, где в незначительном количестве присутствуют мезотрофные виды.

Ассоциация, так же как и предыдущая, характеризуется двумя эдификаторными ярусами — древесным и моховым. Древесный ярус по высоте и сомкнутости сходен с таковым в предыдущей ассоциации, но его образователем наряду с сосной здесь является *Betula pubescens*. Моховой ярус сложен в основном из *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*. Ассоциация дифференцируется от рассмотренной выше группой мезотрофных видов осок, злаков, болотного разнотравья: *Carex lasiocarpa*, *C. cinerea*, *C. rostrata*, *C. chordorrhiza*, *Phragmites australis*, *Calamagrostis canescens*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Equisetum fluviatile*.

Ассоциация занимает окраинные части олиготрофных и мезотрофных болот, располагаясь на неглубокой торфяной залежи (0.3—2.5 м), чаще (0.5—1.5 м) там, где есть проточность и подпитка минеральными солями. Для нее характерен кочкарный микрорельеф, уровень воды в межкочьях расположен на глубине 1—30 см.

Ассоциация подразделена на 2 субассоциации: 1) Eriophoreto-fruticuletosum, 2) Menyanthetosum.

2.1. Субассоциация Eriophoreto-fruticuletosum subass. nov. (табл. 3, 4) дифференцируется преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе группы олиготрофных видов — *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Vaccinium uliginosum*. Из мезотрофных видов высокую константность имеет лишь *Carex lasiocarpa*. Виды группы Menyanthes trifoliata встречаются редко и в небольшом количестве. В древесном ярусе, как правило,

ТАБЛИЦА 3

Ассоциация Sphagnetum betulo-pinosum (типовые описания)

Синтаксоны	1										2					
	А						Б									
Номер описания	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
Уровень воды, см	10	19	13	15	12	17	25	25	20	25	7	12	5	10	16	8
Глубина торфа, м	1.5	0.6	0.8	0.5	1	1	—	0.3	0.6	0.4	1	1	0.8	0.8	0.4	0.8
Число видов	16	16	13	15	18	15	22	17	23	18	13	15	18	19	20	28
Сомкнутость древостоя	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.3	0.3	0.3	0.3	0.2
Pinus sylvestris	10	10	10	6	8	5	10	2	1	9	5	6	6	7	8	9
Betula pubescens } состав	—	—	—	4	2	5	—	7	9	1	5	3	4	3	2	1
Picea exelsa	—	—	—	—	+	—	—	1	—	—	—	1	—	+	+	—
Виды	Покрытие, %															
Ch.																
Chamaedaphne calyculata	1	1	5	3	3	5	1	5	5	1	1	1	+	+	—	+
Oxycoccus palustris	5	1	10	8	1	15	2	5	2	5	10	1	1	5	+	1
Sphagnum angustifolium	70	30	85	85	—	—	—	10	80	60	—	10	70	65	45	30
S. magellanicum	10	20	15	10	20	—	+	20	2	35	40	5	1	15	45	5
S. fallax	—	45	—	—	40	90	85	65	—	—	50	85	—	—	—	40
d. 1																
Eriophorum vaginatum	15	5	15	20	3	20	15	50	1	10	10	10	5	—	—	—
Andromeda polifolia	10	+	8	1	+	—	+	—	—	3	+	—	—	—	—	+
Empetrum nigrum	+	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	1	—	—	+	—
Ledum palustre	1	—	8	+	+	—	1	—	15	3	—	—	1	—	—	+
Vaccinium uliginosum	3	+	3	+	—	—	10	10	+	8	—	—	—	—	1	1
Sphagnum fuscum	10	—	—	—	15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
d. Б																
Vaccinium myrtillus	—	—	—	—	—	—	1	3	5	1	—	—	—	—	—	—
V. vitis-idaea	—	—	—	—	—	—	2	5	2	3	—	+	+	+	—	—
Carex globularis	—	—	—	—	—	—					—	—	—	—	—	—
Pleurozium schreberi	—	5	—	—	—	—	10	5	1	1	—	—	+	+	—	1
Dicranum polysetum	—	—	—	—	—	—	1	—	+	1	—	—	+	+	—	—
d. 2																
Carex lasiocarpa	—	5	3	1	+	—	2	—	1	—	20	—	8	5	—	1
C. rostrata	1	—	—	—	—	5	—	10	—	1	—	10	1	—	—	—
Menyanthes trifoliata	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	+	25	8	15	3
Phragmites australis	—	—	+	+	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	12	10
Equisetum fluviatile	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	5	1
Comarum palustre	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	10	10	10

Примечание. 1 — субассоциация Eriophoreto-fruticuletosum; 2 — субассоциация Menyanthetosum: А — типичная фаза; Б — фаза Vaccinium myrtillus. Ch. — характерные виды, d. — дифференциальные виды.

ТАБЛИЦА 4

Ассоциация Sphagnetum betulo-pinosum

Синтаксоны	1		2
	А	Б	
Число описаний	29	8	43
Число видов	57	49	74
Уровень воды, см	10—30	20—25	0—22
Глубина торфа, м	0.3—2	0.2—0.6	0.3—1.8
Высота древостоя, м	3—10	5—12	3—12
Виды	**Класс постоянства, баллы покрытия**		
Ch.			
Pinus sylvestris	V	V	V
Betula pubescens	IV	V	V
Chamaedaphne calyculata	V 1	V 1	V 1
Oxycoccus palustris	V 1	V 1	V 1
Carex lasiocarpa	IV 1	III 1	V 1
Sphagnum angustifolium	IV 4	IV 4	IV 4
S. magellanicum	V 3	V 3	V 2
d. 1			
Eriophorum vaginatum	V 2	V 2	IV 2
Andromeda polifolia	IV 1	II +	II +
Empetrum nigrum	III +	II +	I +
Ledum palustre	III +	IV 2	II +
Vaccinium uliginosum	IV 1	V 2	II +
Sphagnum fuscum	II 1	—	
d. Б			
Vaccinium myrtillus		V 1	+ +
V. vitis-idaea	I +	V 1	II +
Carex globularis		III +	
Pleurozium schreberi	II +	V 1	II 1
d. 2			
Menyanthes trifoliata	I +	II +	IV 2
Phragmites australis	I +	II +	III 1
Equisetum fluviatile	—	II +	II +
Comarum palustre	—	I +	III 1

Примечание. Обозначения см. в примечаниях к табл. 2 и 3.

господствует *Pinus sylvestris*; *Betula pubescens* присутствует как примесь. В моховом ярусе господствуют вышеупомянутые 3 вида сфагновых мхов, кроме них иногда доминируют *Sphagnum flexuosum*, *S. papillosum*. Сообщества субассоциации в среднем насчитывают 11 видов сосудистых растений и 4 вида мхов. Субассоциация приурочена к более бедным, слабопроточным экотопам. Уровень воды расположен на глубине 10—30 см. Она близка к группе ассоциаций Sylvosphagneta pinoso-fruticulosa (Цинзерлинг, 1932) и ассоциации Pineto-angustifolii—Sphagnetum eriophorosum (Корчагин, 1940).

В пределах субассоциации можно выделить фазу Vaccinium myrtillus, характеризующуюся группой лесных видов — *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Carex globularis*, которые, однако, имеют небольшое покрытие — 1—5 %.

Из группы болотных кустарничков большим постоянством и обилием отличаются *Vaccinium uliginosum* и *Ledum palustre*, меньшим — *Andromeda polifolia* (табл. 3). Сообщества этой фазы располагаются на неглубокой (0.3—0.6 м) торфяной залежи и представляют собой стадию динамического ряда растительности при заболачивании леса. Они отличаются большим видовым разнообразием, насчитывая в среднем 15 видов сосудистых растений и 6 видов мхов.

2.2. Субассоциация Menyanthetosum subass. nov. (табл. 3, 4) дифференцируется группой мезотрофных видов: *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*, преобладающих в травяно-кустарничковом ярусе. Константность и покрытие видов группы Eriophorum vaginatum значительно ниже, чем в предыдущей субассоциации. Выше константность и покрытие *Salix cinerea*, *S. aurita*, *S. myrtilloides*, *Frangula alnus*; порой они образуют кустарниковый ярус. В сложении древесного яруса значительное участие принимает *Betula pubescens*. В моховом ярусе доминируют те же 3 вида сфагновых мхов.

Сообщества субассоциации в среднем насчитывают 14 видов сосудистых растений и 4 вида мхов. Субассоциация занимает окрайки болот с достаточно богатым минеральным питанием. Уровень воды в межкочьях находится на глубине 1—25 см; глубина торфа, как правило, меньше 1 м. Субассоциация аналогична группе ассоциаций Sylvosphagneta pinoso-lasiocarpae-caricosa (Цинзерлинг, 1932) и ассоциации Pineto-angustifolii—Sphagnetum lasiocarpae-caricosum (Корчагин, 1940).

Ассоциация Sphagnetum betulo-pinosum в процессе развития болот сменяет ассоциацию Sphagnetum betulosum и в свою очередь сменяется ассоциацией Sphagnetum magno-pinosum или ассоциациями безлесного олиготрофного болота.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. Опыт эпигенологической классификации болот. — Болотоведение, 1914’ № 3, с. 1—55. — *Бачурина А. Ф.* Торфяные болота Украинского Полесья: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. Киев, 1964. 38 с. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Растительный покров верховых болот русской Прибалтики. — Тр. Петергофского естественно-научного ин-та, 1928, № 5, с. 265—377. — *Денисенков В. П.* Болотная растительность юго-восточной части Дарвинского государственного заповедника. — Тр. Дарвинского заповедника, 1968, вып. 9, с. 43—78. — *Докукин М. В.* Болота Северной Карелии и Мурманского края. — В кн.: Материалы по агрономическому изучению болотных почв. Л., 1929, № 26. 71 с. — *Какс А. М.* Болота окрестностей озера Дулово. — В кн.: Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ. под руководством В. Н. Сукачева. Псков, 1914, т. 3, с. 1—76. — *Кац Н. Я.* Об олиготрофных выпуклых сосново-сфагновых торфяниках, их строении и растительности. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975, т. 30 (5), с. 84—92. — *Конойко М. А.* Растительность верховых болот Белоруссии и ее классификация. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 10, с. 1407—1420. — *Корчагин А. А.* Растительность северной половины Печорско-Ылычского заповедника. — Тр. Печоро-Ылычского заповедника, 1940, вып. 2, 414 с. — *Мазинг В. В.* Растительность верховых болот Эндла. — В кн.: Ежегодник общества естествоиспытателей. Т. 51. Таллин, 1958, с. 119—144. — *Мазинг В. В.* Растительность верховых болот острова Сааремаа. — В кн.: Изучение растительного покрова острова Сааремаа. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1964, с. 255—278. — *Страздайте Ю. Ю.*, *Тауринскайте Д. М.* Растительность заповедника «Чяпкяляй» (1. Сообщества верхового болота). — Тр. АН ЛитССР. Сер. В, 1983, т. 2 (8), с. 18—24. — *Табака Л. В.* К вопросу о типологии латвийских верховых болот. В кн.: Растительность Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1959, с. 59—69. — *Филатов С. М.* Болота между озерами Полисто и Цевло. — В кн.: Материалы по изучению восточного болотного района Псковской губ. под руководством В. Н. Сукачева. Псков, 1913, т. 2, с. 1—99. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР: Тр. Геоморф. ин-та, 1932, вып. 4. 376 с. — *Юрьев М. М.* Сравнительный очерк болот и торфяников Псковской и Орловской губ. — Тр. студ. научн. кружков физ.-мат. фак-та Петерб. ун-та, 1913, вып. 4—5, с. 29—86. — *Osvald H.* Die Vegetation des Hochmoores. Uppsala, 1923. 436 S. — *Schmitz H.* Zur Geschichte der Waldhochmoore Südost-Holsteins. — Veroffentl. geob. Inst. eidgenos. techn. Hochschule, Stiftung Rübel in Zürich, 1962, Hf 37, S. 207—222. — *Tüxen R.* Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. — Mit. Flor. soz. Arb. gem. N. F., 1955, Hf 5, S. 155—176. — *Jasnowski M.* Stan badan geobotanicznych torfowisk w Polsce. — Miedzynar. sympozium torfowe. Warszawa, 1967, S. 10—42.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 X 1986.

УДК 581.116.453 Бот. журн., т. 73, № 2

Е. Л. Егорова

ТРАНСПИРАЦИЯ ПОЛУПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ КАЛМЫКИИ

E. L. EGOROVA.

TRANSPIRATION OF SEMI-DESERT PLANTS OF KALMYKIA

Дневные и сезонные изменения интенсивности транспирации изучали у некоторых травянистых растений в полупустынях Калмыкии. У исследованных растений обнаружены различные способы регулирования расхода воды. Основные характеристики транспирации зависят от условий водоснабжения, местообитания и от эколого-биологических свойств растений.

Одной из важнейших характеристик адаптации растений аридных зон к условиям среды считается степень сбалансированности их водного режима. Подвижность или, наоборот, стабильность водного режима, основными составляющими которого являются приход и расход влаги, определяют особенности многих жизненных процессов в растении. Расход влаги на транспирацию — одна из наиболее часто исследуемых характеристик водного хозяйства растений. Изучению особенностей транспирации посвящено большое количество работ, проведенных в таких крайне аридных областях, как пустыни Каракумы (Бердыев, 1979; Бобровская, 1985), Таукумы (Есенова, 1970), Кызылкумы (Хаджикурбанова, 1961), пустынные районы Казахстана и Узбекистана (Шамсутдинов, 1959; Бедарев, 1969; Медведев, 1984), высокогорные пустыни Памира (Свешникова, 1962), каменистые пустыни Египта (Migahid, Abd et Rachman, 1953) и Синайского п-ова (Zohary, Orchan, 1957). Исследование транспирации у полупустынных растений проводили преимущественно в Центральном Казахстане (Ян Бао-Чжэнь, 1959; Жатканбаев, 1961; Бедарев, 1968; Свешникова, 1979).

Задачей настоящего исследования явилось изучение интенсивности транспирации (ИТ) у растений различных феноритмотипов в условиях полупустыни Калмыкии (Целинный район) в период вегетации 1986 г. Были прослежены сезонные и суточные изменения ИТ растений-доминантов и содоминантов на фоне сложных почвенно-климатических условий: неблагоприятный характер влагообеспеченности бедных солонцеватых почв, высокая температура и низкая относительная влажность воздуха, малое количество осадков. Пробные площади, соответствующие двум вариантам увлажнения (недостаточного и удовлетворительного), были заложены на участках с растительностью, принадлежащей к основным ассоциациям полупустынного комплекса плакора (полынно-дерновиннозлаковой), и лугово-степной растительностью глубокого межгрядового понижения (разнотравно-злаковой).

Резко континентальный климат Калмыкии (малоснежная и довольно холодная зима, короткая теплая и влажная весна, длительное засушливое лето) накладывает отпечаток на растительность, для которой характерен ярко выраженный ритм развития. Весной, в самое благоприятное время года, вегетирует максимальное число видов, большую роль в это время играют эфемероиды (*Ficaria verna* Huds., *Tulipa schrenkii* Regel, *Iris pumila* L.). С наступлением летней засухи эфемероиды и другие коротковегетирующие виды (*Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch. Bip., *Phlomis tuberosa* L., *Ph. pungens* Willd.) впадают в состояние летнего покоя и основная роль в сложении растительного покрова на плакоре переходит к типичным ксерофитам, в частности полукустарничкам (*Artemisia pauciflora* Web., *A. austriaca* Jacq., *A. lerchiana* Web. ex Stechm., *Linosyris villosa* (L.) DC., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Camphorosma monspeliaca* L.). В условиях более благоприятного водоснабжения на участке с лугово-степной растительностью, сложенной главным образом длительновегетирующими травянистыми мезофитами и ксеромезофитами (*Lamium purpureum* L.,

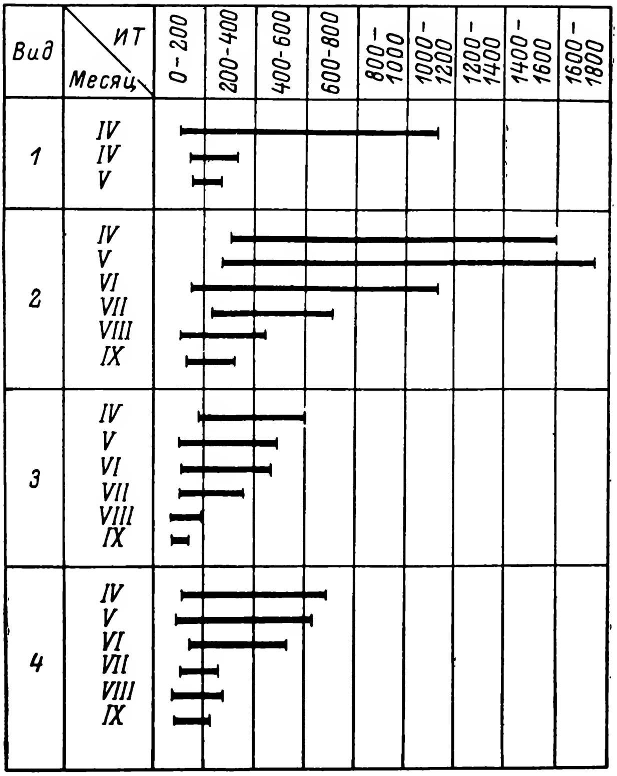


Рис. 1. Пределы суточных изменений интенсивности транспирации (ИТ) полупустынных растений Калмыкии на протяжении сезона вегетации 1986 г. (в мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$).

1 — Tulipa schrenkii, 2 — Lamium purpureum, 3 — Artemisia pauciflora, 4 — A. lerchiana.

Salvia stepposa Shost., *Artemisia abrotanum* L.) ритм развития выражен менее ярко и характеризуется постепенностью и стабильностью в ходе сезона.

Наблюдения за ИТ проводили на протяжении сезона вегетации — с апреля по сентябрь, с 6 до 18 ч через каждые 3 ч в 5-кратной повторности. Измерения ИТ выполняли по методике быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950). Время экспозиции срезанных листьев (для мелколистных форм — побегов с листьями) на торсионных весах определяли экспериментально, оно составляло для всех видов 3 мин. Расчет ИТ производили в мг на 1 г сыр. массы за 1 ч.

Анализ полученных данных показал, что по амплитуде интенсивности транспирации в течение суток и в течение сезона исследуемые растения резко отличаются друг от друга, т. е. по-разному регулируют свою водоотдачу (рис. 1). Эта разница особенно заметна между мезофитами и ксерофитами (табл. 1).

Наибольший расход влаги у всех растений наблюдается весной (табл. 1), когда запас влаги в почве еще достаточен (7—9 % от сух. массы), а температура воздуха уже высока (до 16—20 °C). Второй, гораздо более низкий максимум ИТ отмечен осенью (в сентябре) и связан с выпадением осенних осадков (а у некоторых видов также с появлением новых генераций листьев, транспирирующих довольно интенсивно). Уменьшение расхода влаги на транспирацию в течение сезона от весны к осени отмечено у пустынных растений Казахстана и Средней Азии (Климочкина, 1948; Шамсутдинов, 1959).

Чтобы оценить интенсивность транспирации у полупустынных растений Калмыкии, мы приводим ниже (табл. 2) некоторые данные о величине транспирации травянистых растений из других географических зон. Исследованные

ТАБЛИЦА 1

Максимальные значения интенсивности транспирации в период вегетации 1986 г. у полупустынных растений Калмыкии (в мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$)

Вид	Весна	Лето	Осень
Ficaria verna	1319	459	—
Tulipa schrenkii	1119	250	—
Phlomis tuberosa	1483	755	—
Salvia stepposa	2153	1756	1555
Artemisia lerchiana	669	528	206
A. abrotanum	1039	484	618
A. pauciflora	589	344	116
Camphorosma monspeliaca	456	216	257

ТАБЛИЦА 2

Диапазон значений интенсивности транспирации у растений в разных географических районах (в мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$)

Географический район и растительность	ИТ	Автор
Лесостепные дубравы:		
а) эфемероиды	210—3700	Горышина, 1969
б) виды летнего аспекта	40—680	Горышина, 1975
Степные растения Забайкалья	700—1400	Горшкова, 1971
Луговые мезофиты Ленинградской обл.	100—1470	Алексеенко, 1976
Травянистые растения-мезофиты Рязанской обл.	610—1200	Антипов, 1973
Растения остепненных пустынь Заалтайской Гоби	300—750	Бобровская, 1983
Высокогорные пустыни Памира:		
а) пустынные растения	610—1475	
б) луговые растения	2100—4300	Свешникова, 1962
Эфемеры и эфемероиды пустыни Кызылкумы	1800	Хаджикурбанова, 1961

растения по этому показателю в целом сходны с соответствующими экологическими группами растений из аридных районов.

Характеристика транспирации по максимальным величинам, естественно, не может дать полного представления о процессе водоотдачи. Чтобы установить наиболее характерные значения ИТ, все данные за период наблюдения мы распределили по классам частот (с классовым интервалом 200 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$). Как видно из рис. 2, высокие значения ИТ не характерны для исследуемых растений, бо́льшая часть величин находится в диапазоне первых 3—5 классов частот. У эфемероидов (*Ficaria verna*, *Iris pumila*, *Tulipa schrenkii*) и полукустарничков-ксерофитов (*Artemisia lerchiana*, *Camphorosma monspeliaca*, *Kochia prostrata*) 50—90 % всех значений ИТ лежит в диапазоне 0—600 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$, т. е. для них характерен небольшой расход влаги. Так, например, у *T. schrenkii* на протяжении сезона вегетации величины ИТ чаще всего составляли 109—558 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$, у I. pumila — 0—289 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$, C. monspeliaca — 0—456 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$, K. prostrata — 49—600 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$. Наиболее высокий расход влаги на транспирацию отмечен у длительновегетирующих луговых мезофитов (*Salvia stepposa*, *Lamium purpureum*, *Artemisia abrotanum*) и коротковегетирующих растений (*Tanacetum achilleifolium*, *Phlomis pungens*), у которых величины ИТ довольно равномерно распределены по всем классам частот (от 1 до 11). Так, например, у *S. stepposa* на протяжении всего периода вегетации одинаково часто можно встретить зна-

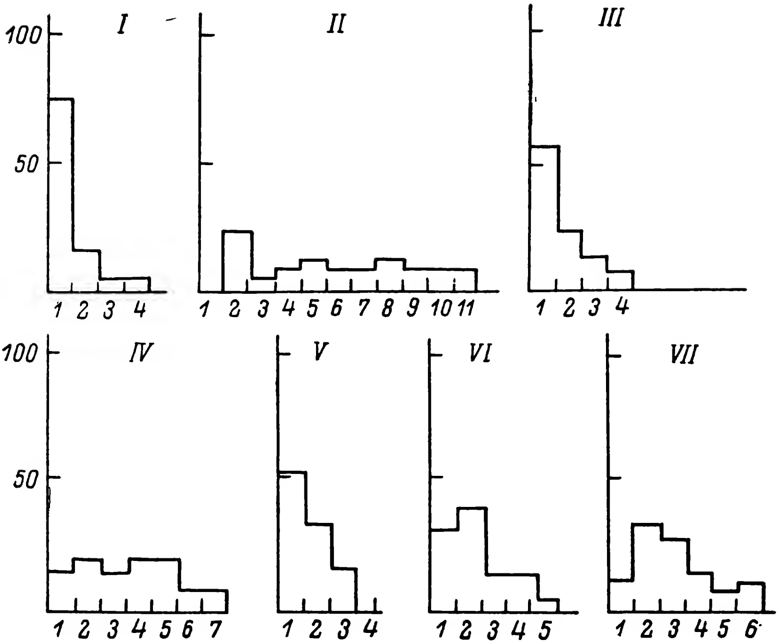


Рис. 2. Частота распределения величин интенсивности транспирации у полупустынных растений Калмыкии за период вегетации 1986 г.

По оси абсцисс — классы встречаемости величин ИТ (классовый интервал 200 мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$), по оси ординат — частота встречаемости в процентах от общего числа случаев.
I — *Iris pumila*, *II* — *Salvia stepposa*, *III* — *Artemisia lerchiana*, *IV* — *Phlomis pungens*, *V* — *Camphorosma monspeliaca*, *VI* — *Kochia prostrata*, *VII* — *Artemisia abrotanum*.

чения ИТ, укладывающиеся в 4—5-й классы частот (753—995 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$) и в 8—10-й классы частот (1555—2091 мг·г$^{-1}$·ч$^{-1}$).

О характере обеспеченности растений водой на протяжении дня может дать представление анализ суточной динамики ИТ. У изученных растений дневной ход транспирации преимущественно 1-вершинный, реже 2-вершинный (*Camphorosma monspeliaca*) (рис. 3). В первой половине периода вегетации (весна—раннее лето) кривые ИТ имеют пикообразный ход, во второй (позднее лето—осень) — более сглаженный. У большинства растений в более благоприятное весеннее время года при достаточном количестве влаги в почве интенсивность транспирации имеет прямую зависимость от температуры воздуха (коэффициенты корреляции порядка 0.7—0.9) и обратную зависимость от его относительной влажности (коэффициенты корреляции порядка от —0.8 до —0.9). С наступлением летней засухи зависимость транспирации от внешних условий ослабевает (коэффициенты корреляции снижаются до 0.5 и менее) (табл. 3), т. е. отдача воды регулируется уже внутренними механизмами самого растения (количеством связанной воды, анатомо-морфологическими особенностями и т. д.). Сходная зависимость суточных изменений ИТ от условий внешней среды на протяжении сезона вегетации отмечена у степных растений Забайкалья (Горшкова, 1971), у эдификаторов некоторых аридных районов Казахстана и Средней Азии (Ян Бао-Чжэнь, 1959; Бедарев, 1968, 1969, Свешникова, 1979 и др.), в Кура-Араксинской низменности Закавказья (Рахманина, 1960; Бейдеман и др., 1962; Бейдеман, 1965). У большинства исследованных растений максимум ИТ приходится на 15 ч (иногда на 18 ч) весной и осенью, в летнюю засуху он сдвигается на более ранние часы — 12 ч (реже 9 ч) (рис. 3); т. е. до полудня растения интенсивно расходуют влагу (особенно сильно в первой

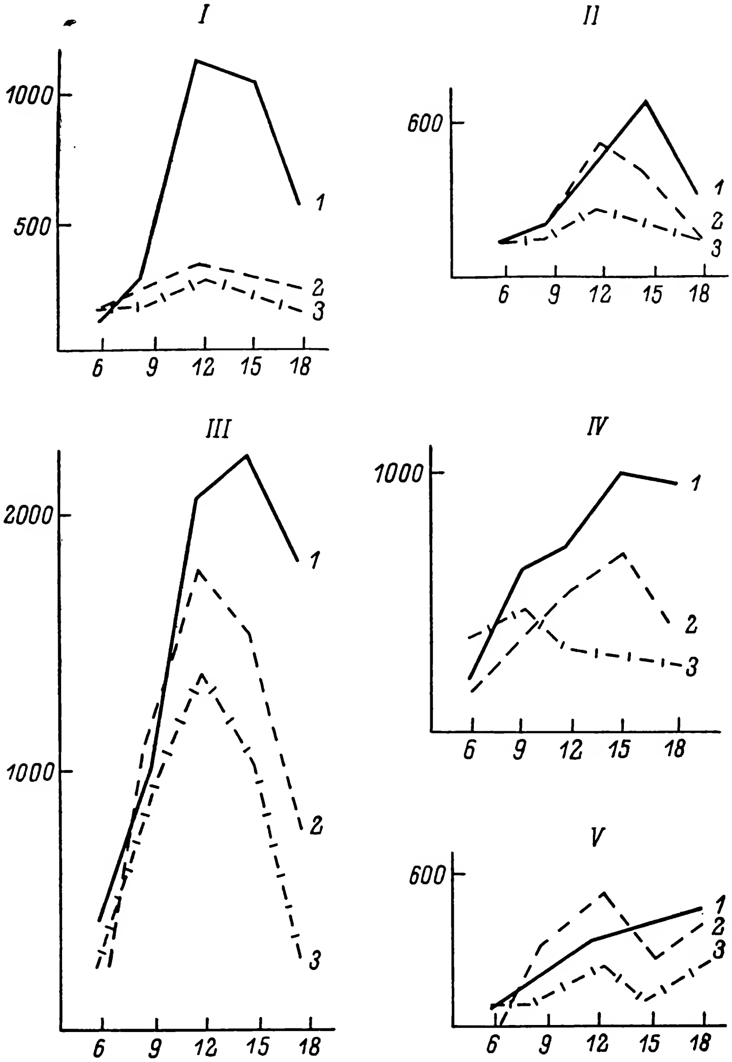


Рис. 3. Суточная динамика интенсивности транспирации у полупустынных растений Калмыкии на протяжении сезона вегетации 1986 г.

По оси абсцисс — время суток в часах, по оси ординат — ИТ в мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$, по оси ординат — ИТ в мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$. Вид и дата измерения ИТ: *I* — *Tulipa schrenkii* (*1* — 10 IV, *2* — 30 IV, *3* — 20 V); *II* — *Artemisia lerchiana* (1 — 21 IV, *2* — 18 VI, *3* — 15 VII); *III* — *Salvia stepposa* (*1* — 29 IV, *2* — 20 VI, *3* — 15 VII); *IV* — *Artemisia abrotanum* (*1* — 30 IV, *2* — 15 VI, *3* — 17 VII); *V* — *Camphorosma monspeliaca* (*1* — 19 IV, *2* — 09 VI, *3* — 17 VII).

половине вегетации), после полудня с увеличением температуры воздуха и падением его относительной влажности ИТ обычно снижается.

Время наступления дневного пика ИТ у растений в разных географических районах различно. Для растений умеренной зоны характерен поздний максимум — после полудня, иногда в 14—15 ч (Антипов, 1966; Горышина, 1969) и даже в 17—18 ч (Алексеенко, 1976). В более засушливых областях максимум расхода влаги на транспирацию наблюдается в околополуденные часы — 11—13 ч (Горшкова, 1971; Нестерова, 1984), а в крайне аридных зонах — утром в 6—9 ч (Васильев, 1931; Бобровская, 1985). При этом кривая суточных изменений ИТ часто имеет многовершинный (Васильев, 1931; Жатканбаев, 1961;

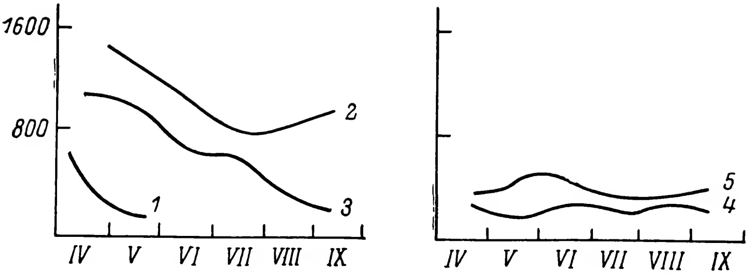


Рис. 4. Сезонная динамика ИТ у полупустынных растений Калмыкии в период вегетации 1986 г.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — ИТ в мг·г$^{-1}$ сыр. массы·ч$^{-1}$. *1* — *Tulipa schrenkii*, *2* — *Salvia stepposa*, *3* — *Lamium purpureum*, *4* — *Artemisia austriaca*, *5* — *Kochia prostrata*.

Stocker, 1974; Бобровская, 1985) либо 2-вершинный характер с полуденным провалом (Свешникова, 1962; Жатканбаев, 1964; Витко, 1966). В Калмыкии в период вегетации 1986 г. 2-вершинный ход кривой ИТ с послеполуденным провалом был отмечен только у *Camphorosma monspeliaca* — эдификатора опустыненных степей в период летней засухи (июнь—июль).

Анализируя сезонную динамику расхода влаги на транспирацию, мы можем отметить наиболее стабильный ее характер у типичных ксерофитов-полукустарничков. Сезонные изменения ИТ у таких растений, как *Kochia prostrata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Artemisia austriaca*, *A. lerchiana*, сглажены (рис. 4). У коротковегетирующих травянистых многолетников (*Phlomis tuberosa*, *Ph. pungens*, *Ficaria verna*, *Tulipa schrenkii*) и длительновегетирующих мезофитов и ксеромезофитов (*Artemisia abrotanum*, *Lamium purpureum*, *Salvia stepposa*) максимум расхода влаги наблюдается весной, при благоприятном почвенном увлажнении. В ходе вегетации транспирация у них уменьшается.

Падение транспирации в сезоне отмечено также у растений других аридных районов (Васильев, 1931; Кокина, 1935; Климочкина, 1948; Бобровская, 1985).

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты корреляционной зависимости интенсивности транспирации от температуры воздуха (числитель) и относительной влажности воздуха (знаменатель) у полупустынных растений Калмыкии в период вегетации 1986 г.

Вид	Месяц					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Tulipa schrenkii	$\frac{0.89}{-0.89}$	$\frac{0.76}{-0.43}$				
Tanacetum achilleifolium	$\frac{0.84}{-0.83}$	—	$\frac{0.74}{-0.47}$			
Salvia stepposa	$\frac{0.97}{-0.97}$	$\frac{0.70}{-0.83}$	$\frac{0.76}{-0.39}$	$\frac{0.38}{-0.30}$		
Artemisia pauciflora	$\frac{0.88}{-0.91}$	$\frac{0.61}{-0.73}$	—	$\frac{0.56}{-0.60}$	—	$\frac{0.51}{-0.40}$
A. austriaca	$\frac{0.85}{-0.86}$	—	$\frac{0.73}{-0.37}$	—	—	$\frac{0.47}{-0.39}$
Camphorosma monspeliaca	—	$\frac{0.99}{-0.98}$	$\frac{0.82}{-0.86}$	$\frac{0.73}{-0.56}$		

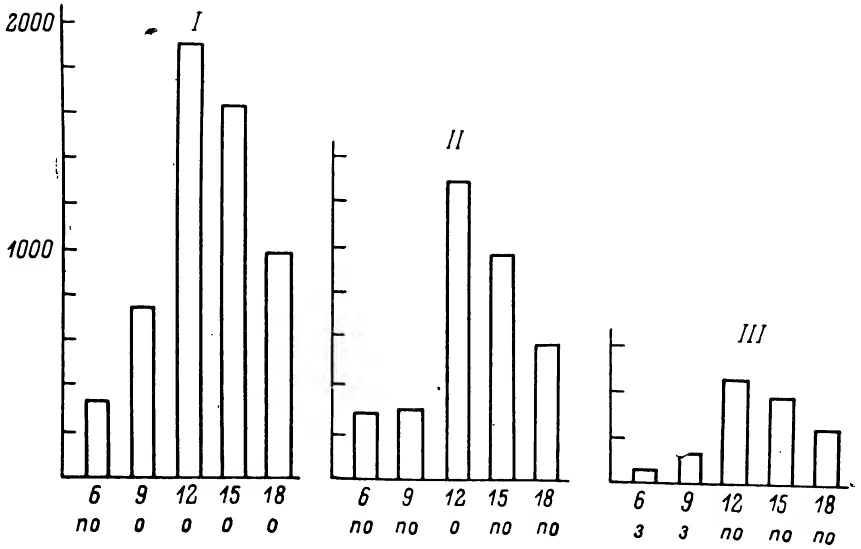


Рис. 5. Суточный ход ИТ и состояние устьиц у полупустынных растений Калмыкии в период вегетации 1986 г.

По оси абсцисс — время суток в часах; по оси ординат — ИТ в мг·$г^{-1}$ сыр. массы·$ч^{-1}$. *з* — устьица закрыты, *по* — устьица полуоткрыты, *о* — устьица открыты полностью. *I* — *Salvia stepposa* (27 V), *II* — *Ficaria verna* (30 IV), *III* — *Artemisia austriaca* (19 IV).

В целом сезонные колебания ИТ у сильнотранспирирующих видов выражены более резко, чем у слаботранспирирующих.

Оценка устьичной регуляции транспирации, проведенная с помощью методов инфильтрации и коллоидных пленок, показала зависимость величины ИТ от степени открытия устьиц (рис. 5).

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы об особенностях водного режима растений полупустынь Калмыкии.

В благоприятное по условиям увлажнения время года (весной) все исследованные растения имеют сходный характер реагирования интенсивности транспирации на изменения факторов среды, которая находится в прямой зависимости от температуры воздуха и в обратной — от его относительной влажности.

С наступлением летней засухи, характеризующейся высокими температурами воздуха и низкой почвенной влажностью, зависимость транспирации от внешних условий ослабевает и на первой план выходят внутренние факторы регулирования расхода влаги (количество связанной воды, анатомо-морфологические особенности).

Стабильный характер водного баланса — низкие величины интенсивности транспирации и их небольшая амплитуда в течение суток и сезона — отмечается у типичных ксерофитов, вегетирующих на протяжении всего сезона.

Лабильный характер — высокие величины интенсивности транспирации с большой суточной и сезонной амплитудами — отмечен у эфемероидов и длительновегетирующих травянистых многолетников мезофитного характера, вегетация которых происходит либо в благоприятное время года (эфемероиды), либо при более удовлетворительных условиях водоснабжения (длительновегетирующие травянистые многолетники — мезофиты).

Коротковегетирующие травянистые многолетники, цикл развития которых заканчивается с наступлением летней засухи, занимают промежуточное положение по характеру водного режима между ксерофитами и мезофитами.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. 197 с. — *Антипов Н. И.* Водный режим травянистых растений широколиственного леса. — Уч. зап. Рязан. пед. ин-та, 1966, № 49, с. 39—46. — *Антипов Н. И.* Особенности водообмена одиночных цветков и соцветий травянистых растений по наблюдениям в Рязанской области. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 6, с. 914—923. — *Бедарев С. А.* Транспирация и расход воды растительностью аридной зоны Казахстана. Т. 1. Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 275 с. — *Бедарев С. А.* Транспирация и расход воды растительностью аридной зоны Казахстана. Т. 2. Л.: Гидрометеоиздат, 1969. 228 с. — *Бейдеман И. Н.* Эколого-биологические основы смен сообществ в растительном покрове Кура-Араксинской низменности Закавказья: Автореф. дис. . . .д-ра биол. наук. Л., 1965. 52 с. — *Бейдеман И. Н.*, *Беспалова З. Г.*, *Рахманина А. Т.* Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 406—425. — *Бердыев Д.* Эколого-биологические особенности и водный режим барханных растений Каракумов: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Самарканд, 1979. 25 с. — *Бобровская Н. И.* Водный режим растений. — В кн.: Комплексная характеристика пустынных экосистем Заалтайской Гоби (на примере пустынного стационара и Большого гобийского заповедника). Пущино: ИЭМЭЖ, 1983, 96 с. — *Бобровская Н. И.* Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л.: Наука, 1985. 96 с. — *Васильев М. М.* Водное хозяйство растений песчаной пустыни Юго-Восточных Каракумов. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 25, вып. 3, с. 185—270. — *Витко К. Р.* Экология гырнецовой дубравы в южной Молдавии. Кишинев: Изд-во АН МССР, 1966. 96 с. — *Горшкова А. А.* Экология водного режима степных растений Забайкалья. — В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971, с. 5—113. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 232 с. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 128 с. — *Есенова С.* Транспирация некоторых растений в песках Таукумы. — В кн.: Пастбища и сенокосы Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1970, с. 56—69. — *Жатканбаев Ж. Ж.* Транспирация и расход воды растениями-эдификаторами основных растительных сообществ в пустынных степях Центрального Казахстана: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л., 1961. 23 с. — *Жатканбаев Ж. Ж.* Интенсивность транспирации, расход воды растениями-эдификаторами основных сообществ и водный режим почв пустынных степей Центрального Казахстана. — Тр. МОИП. Отд. биол., 1964, № 8, с. 66—71. — *Иванов Л. А.*, *Силина А. А.*, *Цельникер Ю. Л.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 2, с. 171—185. — *Климочкина Л. В.* Водный режим пустынных растений Центрального Казахстана. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 4, Эксперим. ботаника, 1948, вып. 6, с. 275—294. — *Кокина С. Л.* Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений пустыни Каракумы. — В кн.: Проблемы растениеводческого освоения пустынь. Вып. 4. М.: 1935, с. 89—196. — *Медведев М. Ю.* Водный режим основных доминантов в различных экологических условиях пустынной зоны Южного Таджикистана: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Душанбе, 1984. 21 с. — *Нестерова С. Г.* Экология растений среднегорий Заилийского Алатау. Водный режим. Алма-Ата: Наука, 1984. 131 с. — *Рахманина А. Т.* Ритм развития растений некоторых фитоцентров Терско-Кумской низменности и экологические факторы среды. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 1, с. 34—47. — *Свешникова В. М.* Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. — Тр. Бот. ин-та АН ТаджССР, 1962, т. 19. 247 с. — *Свешникова В. М.* Доминанты казахстанских степей. Эколого-физиологическая характеристика. Л.: Наука, 1979. 192 с. — *Хаджикурбанова Г.* Интенсивность транспирации и дефицит влаги у эфемеров и эфемероидов Юго-Западных Каракумов. — Узб. биол. журн., 1961, № 4, с. 22—26. — *Шамсутдинов З. Ш.* О транспирации и концентрации клеточного сока некоторых кормовых растений в пустынных условиях Узбекистана. — Физиология растений, 1959, т. 6, вып. 6, с. 735—736. — *Ян Бао-Чжэнь.* Интенсивность транспирации некоторых видов грудницево-типчаково-ковылкового сообщества сухих степей Центрального Казахстана. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 12, с. 1671—1680. — *Migahid A. M.*, *Abd el Rachman A. A.* Studies in the water economy of Egyptian desert plants. Observation on the drought resistance of desert plants. — Bul. Inst. Desert Egypte, 1953, N 3, p. 39—83. — *Stocker O.* Wasser- und Photosyntesehaushalt von Wüstenpflanzen des südalgerische Sachara. II Tagesserien. — Flora, 1974, Bd 163, N 1—2, S. 89—142. *Zohary M.*, *Orchan G.* Wadi Araba. — Vegetatio, 1957, N 7, p. 15—37.

Ленинградский государственный университет. Получено 13 III 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (470.13)

А. Н. Лавренко, З. Г. Улле

О НОВЫХ И РЕДКИХ ДЛЯ КОМИ АССР ВИДАХ РАСТЕНИЙ

A. N. LAVRENKO, Z. G. ULLE.

ON THE NEW AND RARE PLANT SPECIES FROM THE KOMI ASSR

Сообщаются сведения о 18 видах растений новых и редких для Коми АССР с территории Северного Урала (бассейн верхнего течения р. Печоры). *Alopecurus glaucus*, *Carex adelostoma*, *Impatiens uralensis* впервые приводятся как для республики, так и для всего европейского Северо-Востока. Обобщены данные о распространении и экологии эндемичного уральского вида *Gagea samojedorum*. Выявлены северные пределы распространения на Урале *Juncus stigius*, *Potentilla erecta*, *Circaea alpina*, *Primula pallasii*, *Stachys sylvatica*.

На территории Северного Урала из-за пестроты растительного покрова и его сложного исторического развития наблюдается большое разнообразие видов с различными флористическими связями, отражающими отдельные периоды флорогенеза в данном регионе.

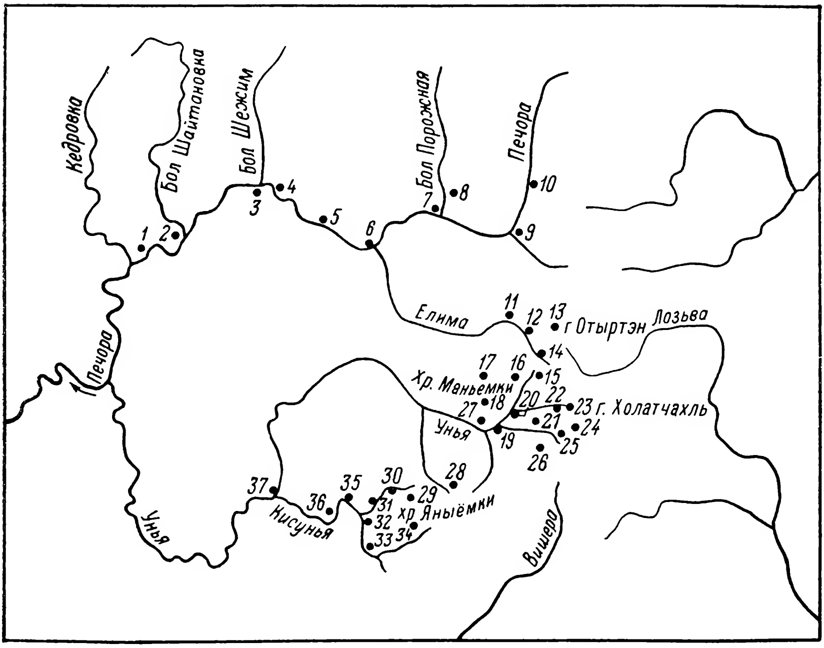
В настоящее время сведения о распространении видов сосудистых растений в пределах этого обширного района подытожены в сводках К. Н. Игошиной (1966), П. Л. Горчаковского (1969) и во «Флоре северо-востока европейской части СССР» (1974—1977). Анализ этих работ показывает, что исследование флоры этой части Урала далеко от завершения.

С целью выявления возможно более полной картины распределения видов на западном склоне Поясового Камня — одного из наиболее протяженных хребтов в системе Уральских гор — авторы в течение полевых сезонов 1985—1986 гг. провели исследования в верхних течениях рек Кисуньи, Елимы (Ouньи) и Уньи (включая ее притоки — реки Большую и Малую Хозью), относящихся к Верхнепечорскому бассейну. В результате был обнаружен ряд новых и редких видов растений не только для данной территории, но и для Коми АССР в целом, существенно дополнены сведения о распространении эндемичных и реликтовых растений на Северном Урале.

Ниже приводятся данные о некоторых наиболее интересных флористических находках, причем использованы сборы авторов предыдущих лет исследования в верховьях р. Печоры.

На рисунке дается картосхема изученной территории, где цифрами указаны пункты, в которых собраны основные и наиболее важные коллекции. Гербарий хранится в Лаборатории геоботаники Коми филиала АН СССР (SYCO).

Woodsia alpina (Bolt.) S. F. Gray. Арктоальпийский вид Северного полушария. На Урале в целом встречается редко. В Коми АССР известен на Среднем Тимане в ряде пунктов и на Северном Урале в бассейне р. Щугор, а также на р. Кожве (Толмачев и др., 1974). В этой связи обнаруженное нами местонахождение в бассейне р. Кисуньи — 16—17 км к востоку от ее впадения в р. Унью, правый берег ручья Каменистого, скалистые выходы коренных пород по обрыву коренного берега, на моховых карнизах, 21 VII 1986, № 756, А. Лавренко (А. Л.), З. Улле (З. У.) (пункт *31* на картосхеме) — представляет опреде-



Картосхема исследованной территории.

ленный интерес. Следует отметить, что серия образцов морфологически точно отвечает признакам, приводимым для вида в ряде последних литературных источников (Böcher et al., 1968). Согласно этим авторам, основной особенностью вида является полное отсутствие пленок на долях пластинок листьев независимо от степени опушения.

Polystichum lonchitis (L.) Roth. Голарктический горно-лесной вид с прерывистым распространением. На Урале очень редок и известен лишь из ограниченного числа пунктов (Игошина, 1966). В исследованном районе обнаружено 4 местонахождения вида в истоках рек Елимы и Хозьи в полосе березовых редколесий на зарастающих крупнокаменистых осыпях (пункты *12*, *17*, *18* и *25* на картосхеме). Ближайшие местонахождения располагаются в пределах Печоро-Илычского заповедника (Федотов, 1981а).

Polypodium vulgare L. Горный скальный вид Северного полушария. В Коми АССР редок и приводится лишь для Северного Урала (Толмачев и др., 1974) в ряде изолированных пунктов. Южнее становится более обычным (Игошина, 1966). В целях дополнения общей картины распространения вида целесообразно охарактеризовать его встречаемость на западном склоне Поясового Камня. Здесь вид отмечен практически на всех останцах в горной тундре и полосе редколесий вплоть до 1000 м над ур. м. (гора Холатчахль). В таежном предгорном районе найден на скалах в верховьях р. Кисуньи (на картосхеме пункты *11—13*, *16—18*, *21*, *23*, *24*, *26*, *29*, *31—34*). Судя по указаниям В. В. Федотова (1981а), вид обычен в аналогичных местообитаниях и в верховьях р. Печоры. Его распространение в горах Поясового Камня можно признать непрерывным.

Elymus kronokensis (Kom.) Tzvel. Гипоарктический, преимущественно азиатский вид. Встречается на северо-востоке европейской части СССР в тундровой зоне и на Полярном Урале (Цвелев, 1974). В пределах Уральского региона распространение в основном ограничено его полярной частью. Известны лишь единичные изолированные местонахождения на Северном Урале: р. Вишера и Денежкин Камень (Игошина, 1966). Создается впечатление значительного отрыва двух последних популяций от основного ареала. Однако, как оказалось, вид встречается в значительном количестве в ряде других промежуточных районов западного макросклона Урала. Так, он довольно многочислен в Приполярном его секторе (р. Кожим), а в пределах Северного Урала обнаружен в двух пунктах: правый берег р. Илыч, устье р. Исперёдью, известняковая скала, 24 VII 1979, № 173, А. Л.; правый берег р. Печоры (верхнее течение), 4—5 км выше устья р. Кедровки, кордон Собинская Заостровка, облесенные елью выходы известняков по склону коренного берега, 22 VIII 1979, № 374, А. Л. (пункт *1* на картосхеме).

Обе популяции относятся к подвиду *E. kronokensis* subsp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel., причем растения с р. Илыч принадлежат типовой разновидности с голыми с обеих сторон листовыми пластинками, а печорский фрагмент ареала населен растениями с волосистыми на верхней стороне пластинками (var. *borealis* (Turcz.) Tzvel.).

Следует также отметить, что на скалах по р. Илыч, в устье р. Исперёдью, известно местонахождение *Festuca pseudodalmatica* Krajina — ксерофитного евразиатского степного вида. Оба упомянутых здесь таксона соседствуют на открытой известняковой скале южной экспозиции. Вероятно, оба вида играли существенную роль в формировании злаковников тундростепного типа на западном макросклоне Урала в криоксеротермические периоды плейстоцена.

Alopecurus glaucus Less. В основном североазиатский вид, близкий к арктоальпийскому *A. alpinus* Smith (Цвелев, 1976). На Урале в пределах Коми АССР не отмечен (Цвелев, 1974). Однако, как оказалось, довольно широко распространен на западном склоне Поясового Камня на альпийских и субальпийских сырых разнотравных лугах, представлен также в полосе редколесий и изредка заходит в зону еловых предгорных лесов. Обнаружен в пунктах *11*, *12*, *14*, *15*, *27—29*, *34*, обозначенных на картосхеме. Местонахождение в пункте *27* изолировано. Здесь вид произрастает на правом берегу р. Уньи, сыром, болотистом, с редкими ивами (27 VI 1985, № 201, А. Л.).

Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. Арктоальпийский циркумполярный вид. Обычен на Полярном и Приполярном Урале, на Северном Урале редок и собран лишь на Муравьином и Конжаковском Камнях (Игошина, 1966). Нами обнаружено одно местонахождение в исследованном районе — 14 км к северо-востоку от впадения р. Хозьи в р. Унью, истоки р. Ахчупаннельи (правый приток р. Большой Хозьи), сырая ивняково-ерниково-травяно-осоковая тундра, 1 VIII 1986, № 1060, А. Л. (пункт *15* на картосхеме).

Carex adelostoma V. Krecz. Вид с американо-сибирско-североевропейским ареалом, не отмеченный до сих пор в пределах северо-востока Европы. На Урале его местонахождения крайне малочисленны (Игошина, 1966; Егорова, 1976а). Обнаружен нами в истоках р. Елимы, — 6 км к юго-юго-западу от вершины горы Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), высота около 800 м над ур. м., пояс альпийских лугов и тундр, сырые разнотравные луга с пятнами ив, 11 VIII 1986, № 1370, А. Л. (пункт *14* на картосхеме). Ближайшим и единственным нахождением на западном макросклоне Урала является гора Муравьиный Камень (Пермская обл.).

Carex mollissima Christ. Очень редкий реликтовый сибирский вид. Распространение его на Урале мало изучено. Он отмечен здесь в пределах Пермской и Свердловской областей (Егорова, 1976а). Для северо-востока европейской части СССР приводится единственное местонахождение на р. Илыч без точного указания пункта (Егорова, 1976б). Обнаружен нами дважды — левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, вдоль ручейка, стекающего по пологому склону коренного берега в папоротниково-травяном еловом лесу, 18 VII 1986, № 612, А. Л., З. У. (пункт *32* на картосхеме); 16 км к востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, левый берег ручья Каменистого (правого притока р. Кисуньи), берег лесного ручейка, в высокотравье, 21 VII 1986, № 765, А. Л., З. У. (пункт *31*).

Carex obtusata Liljebl. Лугово-степной вид Евразии и запада Северной Америки. Нахождения в пределах Коми АССР единичны и, по всей вероятности, носят реликтовый характер. На Урале распространен очень неравномерно и в основном указан для средней и южной его частей (Егорова, 1976а). Насколько можно судить по литературным источникам, на Северном Урале не собирался (Игошина, 1966).

Нами обнаружено изолированное местонахождение этого вида в верховьях р. Печоры — правый берег, устье р. Большой Шайтановки, известняковые облесенные скалы, кустарничково-травяно-мохово-лишайниковый покров на скале под пологом лиственничника, 7 VI 1984, № 68, А. Л. (пункт *2* на картосхеме). Вид произрастает здесь совместно с *Anemone sylvestris* L., *Carex pediformis* C. A. Mey, *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz. и другими видами со степными и лесостепными флористическими связями. Характерно, что *C. obtusata*, а также *Pulsatilla flavescens* и *C. pediformis* входят в состав реликтовых степных сообществ севера Якутии и Чукотки (Юрцев, 1981). Последний автор относит их к микротермным мезоксерофитам. Присутствие в первом ярусе *Larix sibirica*, вида редкого в верховьях Печоры, дополняет весьма самобытную картину данного ценоза. Вероятно, здесь мы имеем дело с реликтовым комплексом, сохранившимся со времени распространения на Урале плейстоценовой лесостепи.

Из других редких для Северного Урала представителей сем. *Cyperaceae* можно отметить нахождение в составе нивальных сообществ *Carex tripartita* All. (пункты *13*, *14*, *16*, *23* на картосхеме), на щебнистых пятнах в кустарничково-моховых тундрах и на останцах — *C. rupestris* All. (пункты *15*, *18*, *34*), в горной ерниково-моховой пятнистой тундре на глинистых пятнах — *Eriophorum brachyantherum* Trautv. et Mey. (пункт *14*).

Juncus stigius L. Бореальный евразиатский вид. В пределах Коми АССР известны единичные местонахождения (Лащенкова, 1976а), на Урале в пределах республики он до сих пор не был отмечен. Найден нами в верхнем течении р. Елимы — правобережье, 8 км к западу от вершины горы Отыртэн, болотный массив аапа-типа на пологом склоне террасы в долине реки, центральная часть, грядово-озерковый комплекс, редко на грядах с осоково-травяно-моховым покровом, 12 VIII 1986, № 1409, А. Л. (пункт *11* на картосхеме). Аапа-болота — одно из характерных местообитаний вида по крайней мере на северо-востоке европейской части СССР. В данном случае основу растительного покрова массива составляют осоковые сообщества сильно обводненных мочажин с доминированием *Carex rostrata* Stokes, *C. limosa* L. и *Drosera anglica* Huds., а также травяно-осоково-моховые сообщества гряд и отдельных кочек, где доминантом является *Carex lasiocarpa* Ehrh. со значительным участием *Betula nana* L., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Oxycoccus palustris* Pers., *Carex chordorhiza* Ehrh., *C. pauciflora* Lightf. и др. Микрогруппировки, включающие *J. stigius*, отличаются несколько своеобразным составом видов: *Viola palustris* L., *Drosera rotundifolia* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Menyanthes trifoliata* L., *Carex lasiocarpa*, *C. chordorrhiza* и др.

Gagea samojedorum Grossh. Эндемичный уральский вид. В настоящее время его распространение полностью не выявлено. Описан с горы Сабля (Гроссгейм, 1935) и впоследствии найден в ряде смежных районов Приполярного и Северного Урала, а также обнаружен в южной части последнего (Игошина, 1966; Горчаковский, 1969). Приводится для ряда пунктов Печоро-Илычского заповедника: устья рек Малой и Большой Ляги, устье р. Юргинской на Печоре (пункт 10 на картосхеме), субальпийский луг у ручья в распадке между горами Медвежий Камень и Яныпупу-нёр (к югу от пункта 8; Федотов, 1981а). И наконец, вид обнаружен на Полярном Урале к северу от железной дороги кряж Манита—Ныpд, лиственничное редколесье, сырой берег ручья (Кулиев, Старков, 1982).

Кроме того, в гербарии Коми филиала АН СССР имеется серия образцов с территории Воркутинского р-на (Полярное Приуралье) — бассейн р. Усы, р. Юньяха, ферма «Юнь-яха» совхоза «Горняк», осоковый луг на левом берегу, на кочке, 23 VI 1964, Н. С. Котелина. Ранее они были определены как *G. minima* (L.) Ker.-Gawl. и под этим названием вошли во «Флору северо-востока европейской части СССР» (Кобелева, 1976а: 110, карта 152).

Как показали наши исследования, вид широко распространен в бассейнах верхнего течения рек Печоры, Уньи и Кисуньи и произрастает в горной редколесной и предгорной таежной зонах. Он собран нами в пунктах *1—7*, *12*, *14*, *15*, *18—22*, *25*, *29*, *32—36*, отмеченных на картосхеме. Кроме того, в нашем распоряжении имеется экземпляр вида с восточного макросклона горы Холатчахль — р. Ауспия (правый приток р. Лозьвы), берег реки, 20 VI 1985, Л. В. Баньковский (восточнее пункта *23*).

Следует особо остановиться на характере местообитаний вида, поскольку сведения о его экологии весьма противоречивы и неполно отражают действительную ситуацию. Горчаковский (1969) пишет, что вид характерен для приручьевых околоснежных лужаек и растет обычно выше границы леса, М. Т. Давлианидзе (1979) приводит его для известняковых скал и субальпийских лугов, и наконец, в качестве местообитания указываются каменистые склоны к ручьям (Кобелева, 1976а). Уже из приведенных выше этикеток ясно, что *Gagea samojedorum* луговое растение. По нашим данным, вид обитает на сырых высокотравных лугах в поймах рек и ручьев или вдоль безрусловых водотоков. Особо следует подчеркнуть то обстоятельство, что он не обнаруживается на околоснежных лужайках, т. е. не является компонентом нивальных сообществ, имеющих вполне определенный видовой состав, формирующихся у снежников и сохраняющихся значительную часть вегетационного периода. Наоборот, вид одним из первых появляется в местах быстрого и полного схождения снежного покрова ранней весной. Здесь, спустя некоторое время, формируется мощное высокотравье. Приуроченность *G. samojedorum* к высокотравным лугам и высокотравным редколесьям отмечена нами как на верхней границе леса в горах, так и в предгорной таежной зоне. Вид практически не выходит за границу леса, не встречается в тундровых сообществах и нигде не отмечен нами на каменистых склонах или выходах коренных пород, включая известняки. Наиболее западной его популяцией является таковая у кордона Собинская Заостровка (пункт *1* на картосхеме). Возможно, он будет обнаружен и ниже по течению р. Печоры в пределах предгорной увалистой зоны.

По нашему мнению, *G. samojedorum* не был обитателем приледниковой зоны в плейстоцене. Скорее всего, его расселение вдоль Уральского хребта происходило в послеледниковый период из рефугиумов на Среднем или Южном Урале.

Salix myrsinites L. Европейский арктический вид. А. К. Скворцов (1968) приводит его для Полярного и Приполярного Урала, на Северном Урале известна изолированная точка в районе Денежкина Камня. Найден нами в двух пунктах (*14* и *15* на картосхеме) в составе редкоивнячково-травяно-моховых тундр в небольшом количестве.

S. polaris Wahlenb. Циркумполярный арктический вид. Ряд авторов (Игошина, 1966; Скворцов, 1968, 1976а) отмечают редкую встречаемость вида на Приполярном и особенно на Северном Урале. Число местонахождений его в последнем случае незначительно, поэтому следует упомянуть вполне изолированное местонахождение вида на горе Отыртэн, где он произрастает в составе сообщества *Lloydia serotina* (L.) Reichenb. и *Anemonastrum biarmiense* (Juz.) Holub на верхнем плато у группы останцов (пункт *13* на картосхеме).

Potentilla erecta (L.) Raeusch. Бореальный европейский вид. В Коми АССР распространен главным образом в западной ее части, однако приводится для бассейна р. Печоры (Кобелева, 1976б).

Представляют интерес нахождения этого вида на Северном Урале, по-видимому, наиболее северные в пределах горной страны — 17—18 км к востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, правый берег ручья Каменистого, мезотрофное травяно-осоково-сфагновое болото по береговой террасе с единичными деревьями, 21 VII 1986, № 702, А. Л., З. У. (пункт *30* на картосхеме); левый берег р. Кисуньи, 12 км к юго-востоку от впадения ее в р. Унью, мезотрофное облесенное березой осоково-сфагновое болото по надпойменной террасе, 10 VII 1986, № 422, А. Л., З. У. (пункт *36*). В верхнем течении ручья Каменистого (пункт *30*) вид является одним из доминантов в травяном покрове целой серии обширных мезотрофных сфагновых болот, лежащих в нижней части западного макросклона хр. Яныёмки. На западе Коми АССР вид в основном растет на лугах и в сухих смешанных лесах.

Eremogone polaris (Schischk.) Ikonn. Арктическая раса евразиатского, преимущественно степного, вида *E. saxatilis* (L.) Ikonn. На Урале ее распространение ограничено полярной его частью (Игошина, 1966). *E. saxatilis* (L.) Ikonn. известен из целого ряда местонахождений в долине р. Печоры (среднее течение), а также на р. Илыч (Лащенкова, 1976б). *E. polaris* найден нами на юго-западном пределе хр. Яныёмки — 24 км к юго-восток-востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, вершина — 792.7 м над ур. м., останец высотой около 10 м, образует травяной покров на верхней площадке, 14 VII 1986, № 545, А. Л., З. У. (пункт *34* на картосхеме).

Нахождение этого, по-видимому, криоксерофитного вида в данных условиях вполне закономерно. В пределах исследованного района на западных отрогах Поясового Камня имеется целый ряд очагов растительности ксерофитного облика. Подобные останцы встречены нами также в пунктах *11* и *18*. По данным Федотова (1981а), сходный характер имеют останцы на горе Медвежий Камень (к югу от пункта *8* на картосхеме). Видовой набор этих образований включает неизменно *Scorzonera ruprechtiana* Lipsch. et Krasch. ex Lipsch., таксон из родства *S. austriaca* Willd., с ярко выраженными степными связями. Здесь обнаружены *Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz. (пункт *11*), *P. kuznetzowii* (Govor.) Juz. (пункт *34*), *Minuartia verna* (L.) Hiern (пункты *18* и *34*), *Draba hirta* L. (пункты *18*, *34*, а также гора Медвежий Камень), *Silene repens* Patrin (пункты *15* и *18*), *S. paucifolia* Ledeb. (пункт *34*), *Thymus talijevii* Klok. et Shost. (пункты *18* и *34*).

Вероятно, в позднем плейстоцене вдоль западного макросклона Уральского хребта существовали петрофитные сообщества с участием целого ряда криофитов и криоксерофитов в непосредственной близости от ледникового покрова на наиболее сухих щебнистых вершинах и склонах. Останцы в пункте *18*, например, располагаются над обрывом по правому борту троговой ледниковой долины. Другими типами растительности в данном районе в это время были нивальные луговины и кустарничково-мохово-лишайниковые тундры, доминирующие в растительном покрове и в настоящее время.

Impatiens uralensis A. Skvorts. Эндемичный уральский вид. Описан из района горы Денежкин Камень, по аллювию р. Шегультана, в верховьях р. Сосьвы, предположительно встречается также в окр. пос. Верхотурье (Скворцов, 1953). Кроме того, вид указывается для горы Иремель на Южном Урале (Шурова, 1983). Этим исчерпывается информация о его местонахождениях.

В верхнем течении р. Кисуньи этот миниатюрный вид недотроги был обнаружен нами в целом ряду пунктов: остров в 17 км к юго-восток-востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, высокотравный ивняк в пойме, 17 VII 1986, № 609, А. Л. З. У., 2n=20 (пункт *32* на картосхеме); левый берег реки, 18 км к юго-востоку от ее впадения в р. Унью, папоротниково-высокотравный еловый лес по склону коренного берега вдоль ручья, 18 VII 1986, № 613, А. Л.. З. У. (пункт *33*); левый берег реки, 12 км к юго-востоку от ее впадения в р. Унью, высокотравный пойменный ивняк, 10 VII 1986, № 430, А. Л., З. У. (пункт *36*).

Другой вид этого рода, *I. noli-tangere* L., в данном районе отсутствует. Обращает на себя внимание одинаковое число хромосом у обоих упоминаемых здесь видов, а также присутствие в исследованных популяциях *I. uralensis* только клейстогамных цветков.

Circaea alpina L. Циркумполярный вид. Во флоре Коми АССР обнаружен на юго-западе ее территории (Скворцов, 1976б). Найден нами в трех пунктах: левый берег р. Кисуньи, 18—19 км к юго-востоку от впадения ее в р. Унью, сырые затененные террасы в нижней части скал, 18 VII 1986, № 652, А. Л., З. У. (пункт *33* на картосхеме); 16—17 км к юго-восток-востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, пойменный высокотравный смешанный лес, на замоховелом бревне, 11 VII 1986, № 350, А. Л., З. У., (пункт *32*); левый берег р. Уньи, 2.5 км выше устья р. Кисуньи, еловый высокотравный лес в пойме, 8 VIII 1979, № 273. А. Л. (пункт *37*). Приводимые здесь местонахождения самые северные в Уральском регионе.

Primula pallasii Lehm. Азиатский горный вид, встречающийся в основном в Алтае-Саянской горной области, на Кавказе и в Малой Азии (Федоров, 1952). На западном макросклоне Северного Урала также известен ряд местонахождений в пределах Пермской обл. (Горчаковский, 1969; Игошина, 1966). Для Коми АССР вид впервые был приведен Федотовым (1981а, б) для истоков р. Печоры (пункт *9* на картосхеме).

Нами *P. pallasii* найден в истоках рек Большой и Малой Хозьи, Уньи и Кисуньи (пункты *18*, *21*, *25*, *28*, *29*, *34* на картосхеме). В верховьях р. Елимы вид не обнаружен.

Первоцвет Палласа обитает в полосе березовых и елово-березовых редколесий, в составе субальпийских высокотравных лугов, реже он обнаруживается выше верхней границы леса, оставаясь при этом компонентом луговых местообитаний. Ряд авторов, например Горчаковский (1969), пишут о том, что вид обитает на лужайках у пятен тающего снега. Из этого утверждения может сложиться представление о приуроченности первоцвета к нивальным группировкам у длительно сохраняющихся снежников. По нашим же наблюдениям, вид никогда не встречается в подобных местообитаниях. Вероятно, бытующее в литературе представление сложилось из-за того, что вегетация *P. pallasii* начинается очень рано и цветущие растения появляются сразу после схождения снега. Часто ранней весной в горах можно наблюдать чередование цветущих ковров первоцвета и отдельных еще нерастаявших пятен снега. Такая картина, однако, существует очень недолго — в этих местах быстро формируется травостой субальпийских или альпийских лугов, в составе которых вид вегетирует практически до конца лета.

Stachys sylvatica L. Неморальный евразиатский вид. В пределах Коми АССР известен на юго-западе территории (Лащенкова, 1977). На Урале наиболее северные местонахождения известны с Вишерского Урала (Игошина, 1966). Нами обнаружен в целом ряде местонахождений (пункты *8*, *18*, *32*, *34* на картосхеме). На западных склонах хребтов Яныёмки (пункт *34*) и Яныпупу-нёр (пункт *8*) вид отмечен в составе субальпийских высокотравных лугов, на южном склоне хр. Маньёмки (пункт *18*) встречается в пихтово-еловых высокотравных лесах. Обычен в долине верхнего течения р. Кисуньи. Представляет собой неморальный реликт голоценового климатического оптимума.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР, 1969, № 66, с. 1—266. — *Гроссгейм А. А.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 61—112. — *Давлианидзе М. Т.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.:

Наука, 1979, с. 220—231. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae.* — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976а, с. 83—219. — *Егорова Т. В.* Сем. *Cyperaceae.* — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976б, с. 6—85. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. — В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1966, с. 135—223. — *Кобелева Т. П.* Род *Gagea* Salisb. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976а, с. 110—111. — *Кобелева Т. П.* Род *Potentilla* L. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1976б, с. 122—129. — *Кулиев А. Н.*, *Старков В. Г.* О некоторых редких сообществах Полярного Урала. — В кн.: Охрана редких растительных сообществ. М.: Изд-во ВНИИ Природа, 1982, с. 17—23. — *Лащенкова А. Н.* Сем. *Juncaceae.* — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976а, с. 88—106. — *Лащенкова А. Н.* Сем. *Caryophyllaceae.* — Там же, 1976б. с. 196—242. — *Лащенкова А. Н.* Род *Stachys* L. — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1977, с. 90—91. — *Скворцов А. К.* Новый вид недотроги с Урала. — Бюл. Моск. об-ва исп. прир. Отд. биол., 1953, т. 58, № 4, с. 59—60. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Скворцов А. К.* Сем *Salicaceae.* — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976а, с. 133—152. — *Скворцов А. К.* Сем. *Onagraceae.* — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1976б, с. 210—218. — *Толмачев А. Н.*, *Дедов А. А.*, *Лащенкова А. Н.* Сем. *Polypodiaceae.* — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 28—47. — *Федоров Ан. А.* Род *Primula* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 18. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 111—202. — *Федотов В. В.* Список редких растений Печоро-Илычского заповедника. — В кн.: Флора и растительность заповедников РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1981а, с. 18—30. — *Федотов В. В.* *Primula pallasii* Lehm. во флоре северо-востока европейской части СССР. — Там же, 1981б, с. 139—140. — *Цвелев Н. Н.* Сем. *Gramineae* (*Poaceae*). — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 95—220. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР, Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Шурова Е. А.* К флоре горы Иремель (Южный Урал). — В кн.: Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983, с. 62—75. — *Юрцев Б. А.* Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с. — *Böcher T. W.*, *Holmen K.*, *Jakobson K.* The flora of Greenland. Copenhagen, 1968. 312 p.

Институт биологии Коми филиала АН СССР,
Сыктывкар.

Получено 28 V 1987.

УДК 581.9 (470.33)

Бот. журн., т. 73, № 2

В. Г. Малышева

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ КАЛИНИНСКОЙ ОБЛАСТИ

V. G. MALYSHEVA. AN ADDITION TO THE FLORA OF THE KALININ REGION

Приводятся данные о новых и очень редких для Калининской обл. видах растений.

Проводившиеся автором в последние годы на территории Калининской обл. систематические флористические исследования позволили выявить ряд новых для области видов, а также расширить представление о распространении здесь многих редких видов растений. Сведения о некоторых из них и даются ниже.

Holcus mollis L. Приводится впервые для территории Калининской обл. Этот вид распространен преимущественно в Средней и Западной Европе. Через Прибалтийский и Западный районы европейской части СССР проходит северо-восточная граница его ареала. Изолированные местонахождения данного вида известны в Центральном районе, где для Верхне-Волжского подрайона *H. mollis* указывается лишь на Клинско-Дмитровской возвышенности (Цвелев, 1974, 1976).

Нами данный вид обнаружен в июле 1985 г. в 1 км юго-западнее д. Пустое Подлесье Нелидовского р-на на заросшей меже поля и на опушке мелколиственного разнотравного леса, расположенного рядом с полем. *H. mollis* встречался на протяжении всей межи (длина ее 500—600 м), нередко доминируя в растительном покрове, для которого характерно сочетание лесных, луговых и синантропных видов. На опушке леса этот вид также обильно встречался в сообществе со многими обычными лесными и опушечными видами. Кроме этого, он был обнаружен на залежи, расположенной в 1 км южнее указанного местонахождения. Можно предположить, что *H. mollis* появился в указанных местонахождениях в результате заноса его диаспор с семенами культурных растений. Высокая вегетативная подвижность позволила ему не только закрепиться, но и интенсивно расселяться здесь.

Stipa lesssingiana Trin. et Rupr. Этот степной вид обнаружен нами в июле 1982 г. на ст. Академическая Октябрьской железной дороги (Окт. ж. д.) в песчаных карьерах, где он рос в довольно большом обилии вместе со *Scleranthus annuus*, *Arenaria serpyllifolia*, *Herniaria glabra*, *Jasione montana* и некоторыми другими видами. Для территории Калининской обл. приводится впервые.

Urtica cannabina L. Сибирский вид, спорадически встречающийся в качестве заносного в средней полосе европейской части СССР.

Небольшие колонии его были обнаружены нами в июле 1979 г. на ст. Оленино и в июле 1985 г. на ст. Нелидово железной дороги Москва—Рига. В обоих случаях растения цвели и плодоносили, высота их достигала 80 см. Для данного региона указывается впервые.

Dipsacus strigosus Willd. Вид, распространенный в южных районах европейской части СССР, на Кавказе и в Средней Азии. Он отсутствует во «Флоре» М. Л. Невского (1952), но указывается для территории области во «Флоре» П. Ф. Маевского (1964) на основании гербарных сборов прошлого века.

Нами обнаружен в 1982 г. в д. Прямухино Торжокского р-на, где он произрастает в старинном парке бывшего имения Бакуниных, а также встречается в населенном пункте на рудеральных местах.

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla. Собран в августе 1985 г. в г. Калинине в районе ж.-д. станции. Довольно большая колония его (10—15 м^2) произрастала в понижении недалеко от пожарной канавы. Растения цвели и плодоносили, высота их достигала 80—100 см.

Область распространения этого вида охватывает Евразию и Северную Америку. В европейской части распространен повсеместно, кроме Арктики, но в Верхне-Волжском подрайоне является редким видом (Егорова, 1976). На территории Калининской обл. до настоящего времени было известно всего одно его местонахождение (Нотов, 1986).

Sanguisorba officinalis L. Бореальный евразиатский луговой вид. Растет на песчаных и каменистых склонах, пойменных лугах, лесных полянах и среди кустарников (Кобелева, 1976). В северных областях европейской части СССР встречается очень редко. В Калининской обл. известно было всего 2 местонахождения этого вида (Невский, 1947).

Нами *Sanguisorba officinalis* найдена в июле 1983 г. на ж.-д. насыпи недалеко от ст. Андреаполь Окт. ж. д., где она рассеянно росла в злаково-разнотравной ассоциации.

Scolochloa festucacea (Willd.) Link. Этот вид спорадически встречается в лесных зонах Евразии и Северной Америки. В нашей области является очень редким видом. До настоящего времени было известно всего одно его местонахождение, обнаруженное еще в прошлом веке (Невский, 1952). Нами найден в июле 1986 г. в Фировском р-не в 2 точках: 1) д. Плоское, в прибрежной зоне оз. Граничного, где он образует довольно обширные заросли; 2) д. Мартюшино, в прибрежной зоне и на песчаных отмелях оз. Шлино.

Mentha longifolia (L.) L. Довольно редко встречается в средней полосе европейской части СССР. Для территории Калининской обл. приводится во «Флоре» Невского (1952) без указания конкретного места сбора с отметкой «очень редко».

Нами *M. longifolia* найдена в населенных пунктах Пеновского (села Пено и Охват), Нелидовского (д. Новоселки) и Фировского (пос. Фирово) районов. Во всех случаях росла небольшими куртинами на рудеральных местах.

Ononis arvensis L. Редкий вид на территории Калининской обл. Известно было всего одно его местонахождение, датированное прошлым веком (Невский, 1952).

Найден нами в 1979 г. на высоком берегу Волги в районе городов Старицы и Ржева и в 1986 г. в г. Калинине на правом берегу Волги, где он встречался изредка одиночными экземплярами и небольшими куртинами на всем протяжении от Пролетарки до пос. Мигалово.

ЛИТЕРАТУРА

Егорова Т. В. Cyperaceae. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, т. 83—219. — *Кобелева Т. П. Rosaceae.* — В кн.: Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1976, с. 104—150. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. М.; Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Невский М. Л.* Флора Калининской области. Калинин, 1947, ч. 1. 308 с.; 1952, ч. 2. 725 с. — *Нотов А. А.* К флоре Конаковского района. — В кн.: Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в южной тайге. Калинин, 1986, с. 111—115. — *Цвелев Н. Н. Poaceae.* — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 117—368. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Калининский государственный университет.

Получено 9 IV 1987.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (47+57)

А. К. Скворцов

КРАСНАЯ КНИГА СССР И ОХРАНА РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

A. K. SKVORTSOV. «RED BOOK» OF THE USSR AND PROTECTION OF RARE PLANT SPECIES

Рассматриваются вопросы организации охраны редких видов.

Вероятно, ни у кого из ботаников нет сомнений в том, что Красные книги нужны, что они будут полезным и важным инструментом, если и не обеспечивающим спасение всех редких видов, то, во всяком случае, очень этому помогающим. Однако реальная полезность любого инструмента не гарантируется им самим: она зависит от того, как, кто и для чего им будет пользоваться. Самым прекрасным инструментом можно принести вред, если его употреблять не так, как должно. И вот весьма реальная возможность такого неправильного употребления неожиданно выявилась для недавно вышедшей в свет официальной Красной книги СССР.

Во исполнение Постановления Совета Министров СССР о Красной книге СССР (1983 г.) Госагропром СССР (а непосредственно Отдел охраны природы, заповедников и охотничьего хозяйства Госагропрома) должен разработать таксы взысканий за ущерб, причиненный видам растений, внесенных в Красную книгу СССР. Участвуя в обсуждении проектов таких такс в названном отделе Госагропрома (дальше позволю себе для краткости именовать этот отдел его прежним названием — Главприрода), я испытываю чувства тревоги и острой неудовлетворенности той позицией, из которой исходят сотрудники Главприроды, — их, по-видимому, разделяют также и наши коллеги — ботаники находящегося в ведении Главприроды ВНИИ охраны природы и заповедного дела (ВНИИ Природа). Поскольку вопрос в той или иной мере касается всех отечественных ботаников и нашей профессиональной ответственности перед обществом, я считаю необходимым вынести этот вопрос и мои соображения по поводу него на более широкое обсуждение.

Как должны мы себе представлять назначение и функционирование Красной книги растений? Первое, что совершенно ясно: мы не можем мыслить Красную книгу в отрыве, и в изоляции от всей системы природоохранительной деятельности. Для этого Красная книга прежде всего должна получить самое широкое распространение, дойти не только до каждой области, но и по крайней мере до каждого района, а содержание разделов Красной книги, касающихся растений местной флоры, должно быть доведено до каждого сельсовета, каждого колхоза и совхоза, каждого лесхоза, лесничества, охотохозяйства, до каждой школы, каждого клуба и дома культуры, каждой турбазы и т. д. Кто же должен это осуществить? Красная книга СССР — это документ государственный, созданный на основе постановления Совета Министров СССР. Значит, и распространение этого документа не может быть пущено на самотек, наподобие какой-нибудь книжной новинки: кто хочет — покупает, кто не хочет — не покупает, а тираж небольшой.

Красная книга издана под эгидой Госагропрома СССР, а в Госагропроме есть тот самый Отдел охраны природы заповедников и охотничьего хозяйства. Мы вправе считать, что (по крайней мере до создания общесоюзного Госкомитета по охране природы) доведение содержания Красной книги до всех «глубинок» есть одна из важных обязанностей названного отдела (Главприроды), и вправе ожидать, что Главприрода не уклонится от этой обязанности под какими-либо предлогами. Местные административные органы, издательства, общественность, не говоря уже о научных и учебных заведениях, несомненно окажут этому делу всяческую поддержку. И, разумеется, кроме имеющегося помпезного, парадного и дорогого издания Красной книги, необходимо осуществить и просто доброкачественное, но недорогое и достаточного тиража рабочее издание.

Кроме Красной книги СССР, есть республиканские Красные книги, а также региональные (в РСФСР) и областные списки редких и подлежащих охране растений; вероятно, могут возникнуть (и против этого трудно в принципе возражать) и районные списки. Очевидно, что при организации охранных мероприятий на местах необходимо охватывать ими все охраняемые виды данной местности в совокупности. Конечно, определенный приоритет «краснокнижным» видам должен отдаваться, но все же нельзя видеть главный смысл и ценность Красной книги в выделении «избранных» видов из «прочих». Красная книга своим государственным авторитетом может и должна помогать всему делу охраны растительного мира, быть своего рода затравкой, организующим стержнем в этом деле.

Существенно важно, что в организации охраны растений, в том числе и «краснокнижных», нельзя просто копировать подходы и приемы, практикуемые зоологами. Нельзя ни с научной, ни с социальной точки зрения, и вот почему.

Особи подавляющего большинства видов животных достаточно подвижны и могут уходить из неблагоприятных условий и активно подыскивать себе более подходящие; естественно, что в охране таких видов главное значение имеет охрана самих особей. Растения же неподвижны и уйти от неблагоприятных воздействий не могут, поэтому в охране растений главное значение имеет сохранение их местообитаний.

Большинство видов животных, внесенных в Красную книгу, — виды промысловые, которые всегда имели (а на черном рынке или при лицензионной добыче и теперь имеют) определенную коммерческую стоимость. Большинство растений Красной книги — виды непромысловые, которые определенной коммерческой стоимости не имели. Да денежное взыскание за ущерб, нанесенный «краснокнижному» виду растения, и нельзя рассматривать как возмещение экономического убытка: ведь и Красные книги, и все заповедное дело именно на том и основаны, что их объекты исключаются из хозяйственного использования и тем самым теряют коммерческую стоимость и переходят в категорию ценностей неэкономических, подобно памятникам культуры или истории. По-другому и быть не может, иначе получится, что взяли плату за уничтожение последней популяции редкого вида — и все в порядке, беспокоиться не о чем.

В отношении животных и разработка, и практика применения охранных мероприятий уже имеют долгую историю, долгий опыт; существует и общесоюзный закон о животном мире. В отношении же растений все это находится еще только в стадии становления; проект общесоюзного закона о растительном мире, на который далее могли бы опираться различные подзаконные акты, в том числе и процедура определения ущерба редким видам, еще только (и с большими трудностями) подготавливается.

Наконец, большинство животных Красной книги хорошо различимо, известно населению, и возможность их неумышленной добычи минимальна. Наоборот, преобладающее число видов растений Красной книги населением без специального показа и просвещения не может быть отличимо от видов, не внесенных в Красную книгу, а есть виды, трудноразличимые даже для специалистов-ботаников. И никакие действующие законы не обязывают всех граждан к столь глубоким познаниям в систематике растений, чтобы они могли отличать с первого взгляда виды Красной книги от всех прочих. Поэтому возможность неумышленного нанесения ущерба «краснокнижным» растениям очень велика. Поэтому же велика и опасность необоснованного привлечения к ответственности, а значит, и различных злоупотреблений, не исключая самого примитивного вымогательства. И кто же будет возмещать ущерб гражданам или руководителям организаций за привлечение к ответственности на основании неграмотного ложного обвинения?

К сожалению, позиция Отдела охраны природы Госагропрома все вышеизложенное игнорирует. Отдел торопится установить таксы денежных взысканий за нанесение ущерба «краснокнижным» видам вне всякой связи с общим законодательством о растительном мире, с другими природоохранными мероприятиями, с необходимостью надлежащего просвещения и оповещения населения и даже вне всякой связи с установлением порядка применения самих этих такс. Таким образом, денежные взыскания приобретают совершенно самодовлеющий характер, а тем самым и значение их становится сомнительным и в природоохранном, и в юридическом, и в социально-моральном аспектах.

Нельзя отрицать, что даже за те 10—15 лет, как у нас ведется широкая пропаганда охраны редких видов растений, в этом деле достигнуты очень заметные успехи; население оказалось более отзывчивым, чем многие из нас ожидали. Резко сократилась торговля дикорастущими растениями. В пригородных поездах почти исчезли охапки собранных и вянущих цветов, а кто еще везет такие охапки — наверняка услышит осуждающие замечания окружающих. Наличие редких видов стало весомым аргументом для руководителей любых организаций при обсуждении возможности сохранения естественной растительности на том или ином участке. Действуют многочисленные добровольные природоохранные дружины. Эти успехи можно и должно расширять; особенно нужны конкретные знания, что в каждой местности следует охранять, и рекомендации, как охрану осуществлять. Такой путь и есть самый верный, который приведет к самой надежной охране редких видов. И можно будет только очень пожалеть, если Отдел охраны природы Госагропрома окажется в ведомственной замкнутости, в стороне от этого магистрального пути и разрабатываемая им система взысканий будет не взаимодействовать с этим направлением, а пытаться идти впереди, независимо и вразрез с ним.

В своем подходе к растениям Главприрода настойчиво стремится копировать подход, принятый по отношению к животным, т. е. размер ущерба, нанесенного виду, определять по размеру отчужденной биомассы (по счету целых растений, отдельных побегов или плодов), а подлинная основа основ охраны редких растений — вопрос сохранения местообитаний — остается вне поля зрения. Конечно, посчитать веточки куда как проще, чем определить состояние местообитания и размер реального биологического ущерба, нанесенного популяции.

Но дело тут совсем не только в упрощении. Как хорошо знает каждый грамотный ботаник, далеко не всякое отчуждение биомассы допустимо расценивать как нанесение ущерба популяции вида. Так, давно установлено, что необходимым условием нормального существования степных или луговых фитоценозов, а тем самым и входящих в их состав видов, является регулярное отчуждение биомассы: пастьба домашних или диких животных, либо сенокошение. Лишь совершенно неумеренный выпас в течение многих лет подряд может привести к полному выпадению степных или луговых видов. Следовательно, определение размера ущерба, нанесенного редкому виду, по объему отчужденной биомассы для очень многих видов совершенно противонаучно, а значит, не может и вообще быть принято в качестве основного и универсального принципа. Поразительно, что это обстоятельство, столь же фундаментальное, сколь и элементарное, до сих пор игнорируется ботаниками ВНИИ Природа, принимающими участие в подготовке обсуждаемого проекта.

Правильное и обоснованное заключение о состоянии популяции редкого вида и о том, был ли ей нанесен ущерб и сколь ущерб значителен, можно сделать, конечно, только учитывая всю обстановку существования этой популяции и все факторы, на нее влияющие. И к каждому виду подход должен быть дифференцированным, индивидуальным, основанным на знании его биологии, т. е., проще говоря, квалифицированным, компетентным. Обеспечить повсеместно такой подход — дело очень непростое, требующее широкого сотрудничества с квалифицированными экологическими и ботаническими силами страны. Главприрода явно недооценивает ни важности, ни сложности этого дела, ни необходимости своего в нем активного участия. Несостоятельность и неудовлетворительность примитивного огульного, формально-унифицирующего подхода я далее проиллюстрирую на конкретных примерах нескольких видов Красной книги СССР.

Но прежде еще об одном вопросе, также затрагивающем взаимоотношения ботанического сообщества с Главприродой, — вопросе частном, но для ботаников немаловажном. Признание тех или иных видов особо заслуживающими охраны не может означать прекращения их научного исследования; скорее наоборот, им будет уделяться повышенное внимание. Как же быть со сбором редких растений или отдельных их частей для научно-исследовательских целей? Такой вопрос, вообще говоря, совсем не нов — в отношении неумеренной гербаризации в Центральной Европе он был поднят уже в начале прошлого века. Но вопрос всегда решался (и в общем удовлетворительно) на основе профессиональной добропорядочности, ответственности и, конечно, доверия, т. е., как говорится, *bona fide*. И в принципе это самый правильный путь: кто же, как не сами ботаники, подняли проблему охраны редких видов и кто же, как не они, может наиболее компетентно судить о возможности или невозможности изъятия из природы того или иного растительного материала?

Однако теперь ботаников стало много и, к сожалению, нельзя поручиться, что все ботаники настолько квалифицированны и ответственны, чтобы вопрос о допустимости сбора редких растений любой из них решал по собственному усмотрению. Несомненно, нужно какое-то регулирование, какой-то признанный всем ботаническим сообществом модус. Но вряд ли лучшим решением будет та процедура, которую, насколько я понимаю, хочет установить Главприрода: на сбор каждого определенного вида и в определенном количестве растений (или частей) запрашивается в Главприроде специальное разрешение, т. е. Главприрода выступает в качестве как бы всесоюзного владельца всех «краснокнижных» растений, который хочет — жалует ученых своим разрешением, а хочет — не жалует. Следовательно, например, дальневосточный ботаник должен будет запрашивать в Москве разрешение на сбор дальневосточных же растений. Значит, ситуацию в популяциях дальневосточных растений лучше знают в ведомственном кабинете в Москве, чем в ботанических учреждениях Владивостока? Не правильнее ли было бы поставить проблему «с головы на ноги», т.е. так, чтобы любой приезжающий из Москвы — будь то рядовой ботаник или какая-либо значительная особа — выяснял возможности сбора редких дальневосточных растений непосредственно у дальневосточных ботаников? Тем более, что, кроме Красной книги СССР, есть еще и региональный список нуждающихся в охране видов, с которым также нельзя не считаться. То же можно сказать и про республики, и многие области. Да и в заповедниках нужно считать положение совершенно неблагополучным, если нельзя доверить ботанику заповедника самому определять допустимость сбора тех или иных растений на территории заповедника.

Однако при флористическом исследовании территории нельзя заранее предсказать, какие редкие виды будут встречены; исследователь может некоторые из них даже не знать «в лицо», гербаризировать же нужно все. Здесь неизбежен известный риск. Но он и оправдан: иначе как же мы получим новые флористические данные (или выявим новые для науки виды)? А флора СССР еще далека от полной изученности даже в отношении систематического состава, не говоря уже про точную картину распространения видов. Очевидно, что об общей флористической изученности тех или иных конкретных территорий из московского кабинета судить не менее трудно, чем о состоянии отдельных редких видов; значит, и здесь разумнее руководствоваться не бумагами с печатями центральных ведомств, а компетентными консультациями коллег, знакомых с тем районом, который предполагается изучать.

Мне могут сказать: «Ну, как же без бумаг и без высоких подписей и печатей; ведь Вы же признали, что не все ботаники вполне ответственны и добросовестны?» — Да, признал, но я отнюдь не признавал и не вижу оснований признавать, что ведомственные работники тут будут добросовестнее ботаников. Скорее наоборот: уже то, что ботаник посвящает свою жизнь растениям, а работник ведомства вынужден уделять большую часть времени бумагам, заставляет предполагать, что первый будет к судьбе растений более внимателен, чем второй. Но лучше всего в любом случае принимать за презумпцию, исходную предпосылку — добросовестность. Ведь, как очень хорошо сказал Александр Блок (статья «Интеллигенция и революция», 1918 г.), «если считаете всех жуликами, то одни жулики к вам и придут».

В национальных парках США свободный сбор растений не разрешается. Для советско-американской ботанической экспедиции мы получали разрешения, но с условием, что каждый сбор будет делаться не более чем в 5 экземплярах, а в некоторых определенных урочищах нас просили сборов совсем не делать. Мы добросовестно соблюдали условия, а администрация парков нам доверяла, и наши сборы ни в одном парке не проверялись.

Наконец, в заключение — примеры того, как прямолинейное применение запретов и денежных взысканий может идти не на пользу, а во вред делу.

Populus cataracti Kom. Проект такс предусматривает взыскание 500 р. за срубленное дерево, не менее 50 р. за срезанную веточку. Между тем совершенно неясно, существует ли (и существовал ли) реально такой вид и каковы его отличительные черты. Для выяснения этого необходим широкий сбор материала по горным приречным тополям Средней Азии. Но кто же будет связываться с таким сбором, если каждого, кто срезал веточку любого приречного тополя, можно привлекать к административной ответственности — пусть он доказывает, что тополь вовсе не «водопадный». Испрашивать разрешение в Главприроде? Явная нелепость, ибо нельзя заранее предусмотреть ни место, ни время сбора, ни количество материала, ни коллекторов.

Betula maximowicziana Regel. Предусматривается взыскание 300 р. за дерево, 30—150 р. за веточку. В отличие от *Populus cataracti* этот вид вполне реальный, но очень мало знакомый даже ботаникам; и в гербариях, и в дендрариях под названием березы Максимовича постоянно оказываются другие виды. Два-три раза ее встречали на о. Кунашир, но точная локализация деревьев неизвестна, и они легко могут быть случайно срублены. Значит, для охраны вида нужна не суровая кара post factum, а интенсивный поиск деревьев, и тут опять же нужно всех, кто только бывает на о. Кунашир, просить собирать веточки с тех берез, которые покажутся особенно крупнолистными. Но как же собирать, если за любую березовую веточку опять-таки могут привлечь к административной ответственности? Т. е. предлагаемые таксы, если будут действовать, то будут не помогать организации охраны березы Максимовича, а (как и в случае с тополем водопадным) этому весьма эффективно препятствовать.

Betula raddeana Trautv. Предусматривается взыскание 300 р. за дерево, 30—150 р. за веточку. Просто и хорошо, глядя из кабинета, но непросто на деле. Прежде всего вид крайне изменчив, недаром некоторые авторы делят его на несколько видов; существует и гибридизация с березой Литвинова. Как же установить границы наказуемости? Мало того. В высокогорных березняках Центрального и Восточного Кавказа, где встречается береза Радде, преобладает береза Литвинова; если эти березняки не истреблять, то о судьбе березы Радде можно совсем не беспокоиться; она сохранится без всяких такс взысканий. Но если безнаказанно рубить березу Литвинова, березняки деградируют, и никакие таксы березу Радде не спасут. Значит, нужны не таксы, а охрана высокогорных березняков (она нужна и из гораздо более общих природоохранных соображений!).

Platycladus orientalis (L.) Franco. Предлагается взыскание 500 р. за деревцо, не менее 50 р. за веточку. Однако мнение о произрастании у нас этого вида в диком состоянии небесспорно, зато в культуре вид распространен издавна и очень широко и местами натурализуется, поэтому всегда гораздо более вероятно, что экземпляры, которые могут показаться аборигенными, на самом деле представляют собой старые посадки или их потомство. Значит, нужно просто те конкретные старые деревья или рощицы, которые компетентными специалистами предположительно считаются аборигенными, объявить памятниками природы и охранять, а от такс можно ожидать в основном лишь осложнения.

Crataegus pojarkoviae Kossych. Предлагается взыскание за дерево 500 р., за веточку или 1 плод не менее 50 р. Довольно уверенно можно считать, что этот боярышник представляет собой небольшую изолированную популяцию распространенного в Закавказье и Средней Азии *C. pontica* C. Koch., т. е. вид неисчезающий. Но дело даже не в этом, а в том, что возобновление боярышников из семян зависит вовсе не от количества плодов, сохранившихся на дереве или под деревом, а от режима почвенно-растительного покрова и от возможностей разноса семян в другие места. В частности, если знакомое мне местообитание этого боярышника в Карадаге полностью заповедать, оно покроется густыми зарослями более мезофильных пород и попросту заглохнет. А частичный сбор плодов, наоборот, сможет помочь расселению боярышника в другие подходящие места. Сломать же ветви или суки этого типа боярышника не так-то просто: например в предгорьях Гиссарского хребта, где давно почти уничтожена всякая древесная растительность, среди голых склонов только и остаются деревья C. pontica.

Crataegus tournefortii Griseb. Предлагаются такие же взыскания, как и за предыдущий вид. Я не знаю, что описывал Гризебах, но то, что у нас растет в Крыму и Южном Закавказье, вряд ли можно отличить от *C. orientalis* Pall. (кстати, и изображение в Красной книге СССР совершенно неотличимо от изображения *C. orientalis* в «Определителе растений Крыма»). Чему же здесь смогут послужить таксы?

Pinus sylvestris var. *cretacea* (Kalenicz.) Kom. За дерево — 500 р., за веточку или шишку — 50—250 р. Но кто же может уверенно отличить «меловую» сосну от «немеловой»? Ясно, что надо охранять меловые сосняки, сделав их заказниками или памятниками природы; только в этом и может быть смысл внесения меловой сосны в Красную книгу. Как таксон же «меловая сосна» неопределима и недоказуема, значит, на таксономической основе нельзя и устанавливать какие-либо взыскания.

Papaver bracteatum Lindl. Казалось бы, этот вид с крупными яркими цветками как раз и будет лучше всего защищен грандиозными штрафами: предлагается 200 р. за цветок, значит, рублей 600—1000 за букетик. Но на самом деле этому виду угрожают более всего не собиратели букетов, а проводимые с лучшими намерениями лесопосадки (как например, в окр. г. Пятигорска), которые настолько меняют среду обитания, что популяции мака угасают. С кого же и за что и сколько взыскивать денег?

Atropa belladonna L. За 1 растение — 50 р. Но белладонна, как известно, полусорное лесное растение, которое никому ни для чего не нужно, кроме заготовок на лекарства. Значит, чтобы вид сохранить, нужно просто регламентировать заготовки, осуществлять их только по лицензиям (как например, делается в Чехословакии по отношению к большинству дикорастущих лекарственных видов), а осветленных и захламленных мест в лесах в пределах ареала вида всегда найдется достаточно; т. е. без всяких взысканий все будет в порядке, если сделать именно то, что нужно. И, конечно, неслучайно в Красную книгу УССР белладонна не включена.

Astrantia major L. За 1 растение — 50 р. Основной ареал, в котором растение несомненно аборигенно, — северо-запад Украины (и, возможно, Беловежская пуща). Но Красная книга Украины вид не включает. Единичные же местонахождения в Прибалтике, по всей вероятности,— результат заноса: известно, что это растение легко дичает в парках аналогично *Pimpinella major* (L). Huds. Стало быть, само включение вида в Красную книгу СССР весьма спорно. Как же налагать бесспорные взыскания?

Berberis iliensis M. Pop. За веточку — 30—150 р. Но вид фактически не отличим от *B. nummularia* Bunge и в тугаях бассейна р. Или, где он произрастает, является вовсе не редким, скорее наоборот, под воздействием человека его становится больше, и, даже при желании, искоренить его непросто. Тугаи бассейна Или, конечно, охранять надо, но в них есть более уязвимые и заслуживающие охраны виды, например *Lonicera iliensis* Pojark., которая, однако, в Красную книгу СССР не попала.

Paeonia tenuifolia L. — За 1 растение — 50 р. Это вид степной, самые лучшие, здоровые и массивные популяции можно видеть в условиях умеренного выпаса; без выпаса популяции вскоре разреживаются и затем угасают, будучи подавляемы кустарниками или даже просто лугово-степным разнотравьем. Скот пиона не ест, но ломает, разумеется, изрядно, популяция же при этом процветает. Как же тогда можно бездумно налагать взыскание за несколько сломанных или сорванных растений?

Примеры можно умножить. Но суть и так ясна: нельзя проблему, требующую внимательного, квалифицированного, дифференцированного подхода, стремиться решить формально-топорным способом.

Главный ботанический сад,
Москва.

Получено 29 IV 1987.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.4/.9 : 665.347.4

Т. В. Крестовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *LEONURUS* (*LAMIACEAE*)

T. V. KRESTOVSKAJA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *LEONURUS* (*LAMIACEAE*)

L. incanus V. Krecz. et Kuprian., **2n=18**. Казахская ССР, Джунгарский Алатау, горы Кунгей; правый берег р. Каратал, в 1 км (вверх по течению) от шоссе на пос. Дзержинский, Крестовская, 12 VII 1983, № 11.[1]

L. turkestanicus V. Krecz. et Kuprian., **2n=18**. Казахская ССР, Семиречье, горы Кыскыш; западная окраина гор, вдоль шоссе на пос. Лепсы; по днищу глубокого лога, Крестовская, 14 VII 1983, № 12.

L. macranthus Maxim., **2n=20**. Дальний Восток, Южное Приморье, Хасанский р-н, пос. Краскино; юго-восточный склон сопки у р. Янчихе, Алексеева, 2 X 1984.

L. japonicus Houtt., **2n=20**. Южное Приморье, Хорольский район, пос. Хороль, Бойко, 29 IX 1983.

L. sibiricus L., **2n=18**. МНР, правобережье р. Онон (западные отроги хр. Эрэн-даба), долина р. Шусын-гол, в 20 км северо-восточнее пос. Баян-Адрага, Камелин, 7 IX 1985, № 1142.

L. sibiricus L. f. *albiflorus* (Nakai et Kitag.) C. Y. Wu et H. W. Li, **2n=18**. МНР, правобережье р. Онон (западные отроги хр. Эрэн-даба), долина р. Шусын-гол, в 20 км северо-восточнее пос. Баян-Адрага, Камелин, 7 IX 1985, № 1140.

Автор благодарит П. Г. Жукову за помощь в работе.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 21 I 1987.

---

[1] Все исследованные образцы хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

Бот. журн., т. 73, № 2

Н. С. Пробатова, А. П. Соколовская

ЧИСЛА ХРОМОСОМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ, ПРИАМУРЬЯ, СЕВЕРНОЙ КОРЯКИИ, КАМЧАТКИ И САХАЛИНА

N. S. PROBATOVA, A. P. SOKOLOVSKAYA

CHROMOSOME NUMBERS IN VASCULAR PLANTS FROM PRIMORYE TERRITORY, THE AMUR RIVER BASIN, NORTH KORYAKIA, KAMCHATKA AND SAKHALIN

Asteraceae

Artemisia sylvatica Maxim, **2n=16**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская падь, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6583.[1]

*[2]*Carpesium macrocephalum* Franch. et Savat., **2n=40**. Приморский край, окр. г. Владивостока, опушка лесопарка Ботанического сада ДВО АН СССР близ ж.-д. ст. Океанская, Пробатова, 1986 г., № 6686.

Dendranthema naktongense* (Nakai) Tzvel., **2n=36. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, Пробатова, 1984 г., № 6485.

Silybum marianum* (L.) Gaertn., **2n=34. Приморский край, Дальнегорский р-н, пос. Рудная Пристань, Пробатова, Гуларьянц, 1984 г., № 6604.

Brassicaceae

Cardamine impatiens L.,[3] **2n=16**. Приморский край, мыс Песчаный против г. Владивостока, Пробатова, 1985 г., № 6578.

C. prorepens* Fisch., **2n=18—20. Амурская обл., Джелтулакский р-н, правый берег р. Тынды в 2 км от пос. Тындинский, Пробатова, Рудыка, 1975 г., № 4024.

C. regeliana Miq., **2n=32**. Сахалин, 30 км от г. Южно-Сахалинска к Холмску, окр. ж.-д. ст. Перевал, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6184. **2n≈72***. Камчатка, Елизовский р-н, окр. пос. Начики, Соколовская, 1959 г., № 18, LECB.

C. trifida (Poir.) B. M. G. Jones (*Dentaria tenuifolia* Ledeb.), **2n=32**. Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окр. пос. Тиличики, долина р. Авья-Ваям, Соколовская, 1965 г., № 50, LECB.

C. umbellata Greene, **2n=36***. Камчатская обл., Корякский нац. округ, Карагинский р-н, 25 км к северу от пос. Оссора, Соколовская, 1965 г., № 146, LECB.

C. yezoensis Maxim., **2n=16**. Сахалин, Анивский р-н, окр. пос. Ново-Александровска, на склоне горы Чехова, Соколовская, 1957 г., № 85, LECB.

Lepidium densiflorum* Schrad., **2n=32. Хабаровский край, Ульчский р-н, у пристани Богородское, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5297.

Rorippa sylvestris (L.) Bess., **2n=40**. Сахалин, Анивский р-н, окраина пос. Ново-Александровска, сорное на коллекционном участке СахКНИИ, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6253.

---

[1] Гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР (Владивосток), за исключением особо отмеченных случаев.

[2] Звездочки у таксонов — в СССР впервые сделаны определения чисел данного таксона; звездочки у чисел — числа являются новыми (в отличие от ранее опубликованных).

[3] Виды сем. *Brassicaceae* проверила А. Н. Беркутенко.

Caprifoliaceae

Abelia coreana* Nakai, **2n=36. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, северный склон горы Сахарной, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6572.

Caryophyllaceae

Saponaria officinalis* L., **2n=28. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская падь, одичавшее близ брошенного поселения, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6658.

Convolvulaceae

Convolvulus arvensis* L., **2n≈48. Приморский край, 30 км от г. Владивостока, в районе ж.-д. ст. Угольная, близ ж.-д. платформы «Весенняя», Пробатова, 1986 г., № 6677.

Quamoclit pinnata* (Desr.) Boj., **2n=30. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. г. Уссурийска в районе с. Ново-Никольское, сорное у фермы совхоза «Коммунар», Буч, В. Швыдкая, 1986 г., № 6695.

Cucurbitaceae

Thladiantha dubia Bunge, **2n=18**. Хабаровский край, сорное в г. Хабаровске, Пробатова, 1986 г., № 6694.

Cyperaceae

Bolboschoenus koshevnikovii* (Litv.) A. E. Kozhevnikov (определение А. Е. Кожевникова), **2n=26 и **50—52**. Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Соловьевка, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6298.[4]

Carex pumila* Thunb., **2n≈80. Приморский край, зал. Петра Великого, о. Путятина, Селедец, 1985 г., № 6558.

Kobresia filifolia* (Turcz.) Clarke (определение Н. Н. Цвелева), **2n≈60. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская Падь, ключ Мраморный, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6571.

Fabaceae

Cassia tora* L., **2n=26. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. г. Уссурийска в районе с. Ново-Никольское, навозные бурты у фермы совхоза «Коммунар», Буч, Швыдкая, 1986 г., № 6696.

Sesbania exaltata* (Rafin.) Cory, **2n=12. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. с. Ново-Никольское, у фермы, Буч, Швыдкая, 1986 г., № 6690.

Geraniaceae

Geranium davuricum* DC.,[5] **2n=28. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. с. Тереховка, дорога на Хасан, Пробатова, Рудыка, 1981 г., № 6018.

G. vlassovianum* Fisch. ex Link, **2n=56. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Рудная Пристань, устье р. Рудной, Пробатова, Гуларьянц, 1984 г., № 6440.

---

[4] Это растение было нами (Кожевников и др., 1986) ошибочно определено под названием *B. planiculmis*; там же вследствие типографской опечатки было искажено и число хромосом.

[5] Виды сем. *Geraniaceae* уточнила Д. Ю. Цыренова.

G. wilfordii* Maxim., **2n=28. Приморский край, окр. г. Владивостока, лесопарк Ботанического сада ДВО АН СССР близ ж.-д. ст. Океанская, Пробатова, 1986 г., № 6684.

Iridaceae

Belamcanda chinensis* (L.) DC., **2n=32. Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Краббе, бух. Клыкова, Миронова, 1982 г., № 6693.

Iris mandshurica* Maxim. (определение Н. С. Павловой), **2n=34. Приморский край, Хасанский р-н, дорога из пос. Краскино в Посьет, Павлова, 1985 г., № 6556.

Sisyrinchium septentrionale* Bicknell, **2n=64. Приморский край, Хасанский р-н, близ ж.-д. ст. Приморская, Павлова, 1985 г., № 6586.

Liliaceae

Hemerocallis esculenta* Koidz.,[6] **2n=22. Сахалин, Сусунайский хребет к юго-востоку от г. Южно-Сахалинска, на перевале, Соколовская, 1957 г., № 114, LECB.

Trillium apetalon Makino, **2n≈15**. Сахалин, окр. пос. Ново-Александровска, по склону горы Чехова, Соколовская, 1957 г., № 96, LECB.

Malvaceae

Anoda cristata* (L.) Schlecht., **2n=60. Приморский край, Уссурийский р-н, окр. г. Уссурийска в районе с. Ново-Никольского, у фермы совхоза «Коммунар», Буч, Швыдкая, 1986 г., № 6691.

Oxalidaceae

Oxalis acetosella L., **2n=28**.* Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Краснореченска, ключ Белый, Пробатова, Гуларьянц, 1984 г., № 6400.

Xanthoxalis fontana* (Bunge) Holub, **2n=24. Приморский край, г. Владивосток, сорное в Спортивной гавани, Пробатова, 1979 г., № 5714; Надеждинский р-н, 7 км от ж.-д. ст. Кипарисово, в районе пос. Таежное, Пробатова, 1984 г., № 6488.

X. grenadensis (Urban) Tzvel. comb. nov. (*Oxalis grenadensis* Urban, 1912, Symb. Antill. 1 : 233. — *Oxalis corniculata* L. var. *atropurpurea* Planch.), **2n=48**. Приморский край, Надеждинский р-н, 4 км к востоку от пос. Таежное (дальние окр. пос. Кипарисово), Пробатова, Рудыка, 1984 г., № 6475.

Pontederiaceae

Monochoria korsakowii Regel et Maack, **2n=52—56**, **≈52**. Приморский край, Хасанский р-н, окр. с. Новоселища, берег оросительного водоема, Рудыка, 1975 г., № 4267.

Potamogetonaceae

Potamogeton tenuifolius Rafin., **2n=52**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Мономахово, старица р. Рудной, Пробатова, Гуларьянц, 1986 г., № 6574.

Ranunculaceae

Hepatica asiatica* Nakai, **2n=14. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», Сухореченский хребет, верховье ключа Второго Золотого, Коркишко, 1986 г., № 6692.

---

[6] Виды сем. *Liliaceae* проверил В. Ю. Баркалов.

Ranunculus rigescens* Turcz. ex Ovcz., **2n=28. Хабаровский край, Большехехцирский заповедник, восточная часть, окр. с. Казакевичева, Мельникова, 1985 г., № 6550.

Rosaceae

Potentilla semiglabra* Juz., **2n=56. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Фадеевка, Пробатова, 1984 г., № 6589.

Scrophulariaceae

Mazus japonicus* (Thunb.) O. Kuntze, **2n=38. Приморский край, г. Владивосток, сорное на газоне в Спортивной гавани, Пробатова, 1985 г., № 6579.

Smilacaceae

Smilax maximowiczii* Koidz., **2n=32. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», среднее течение р. Кедровой, Коркишко, 1986 г., № 6678.

Typhaceae

Typha latifolia L., **2n=30**. Приморский край, Уссурийский р-н, 14 км от г. Уссурийска к г. Владивостоку, Пробатова, Рудыка, 1986 г., № 6698.

T. laxmannii Lepech., **2n=30**. Приморский край, Уссурийский р-н, 14 км от г. Уссурийска по трассе Уссурийск—Владивосток, Пробатова, Рудыка, 1986 г., № 6700.

Valerianaceae

Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., **2n=22. Приморский край, Октябрьский р-н, правобережье р. Раздольной у пос. Заречное, сопка Сенькина Шапка, Пробатова, Рудыка, 1984 г., № 6486.

Valeriana transjenisensis Kreyer, **2n=42**.* Хабаровский край, левобережье Амура против Хабаровска, окр. ж.-д. ст. Приамурская, Пробатова, Рудыка, 1978 г., № 5025.

Violaceae

Viola chassanica* Korkischko, **2n=20. Приморский край, Хасанский р-н, верховье р. Барабашевки в 10 км к северо-западу от с. Овчинникова, Коркишко, 1986 г., № 6688.

V. rossii* Hemsl., **2n=24. Приморский край, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь», хр. Сухореченский (отроги Черных гор), Коркишко, 1986 г., № 6662.

Vitaceae

Parthenocissus inserta* (A. Kerner) Fritsch, **2n=40. Приморский край, окр. г. Владивостока, обочина шоссе Владивосток—Хабаровск близ поворота на ж.-д. ст. Океанская, Пробатова, Рудыка, 1983 г., № 6047.

ЛИТЕРАТУРА

Кожевников А. Е., Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Эколого-географическая характеристика и числа хромосом некоторых осоковых (*Cyperaceae*) советского Дальнего Востока. — Изв. СО АН СССР, 1986, № 13. Сер. биол. наук, вып. 2, с. 57—62.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток,
Ленинградский государственный университет.

Получено 19 I 1987.

УДК 576.316.7 : 582 (571.6)

Э. Г. Рудыка

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

E. G. RUDYKA. CHROMOSOME NUMBERS
IN SOME VASCULAR PLANT SPECIES FROM THE FAR EAST OF THE USSR

Asteraceae

Erigeron annuus (L.) Pers.,[1] **2n=18+0—9B**. Курильские острова, о. Кунашир, окр. пос. Отрадное, Баркалов, 1985 г., № 6635.[2]

Hieracium umbellatum L., **2n=27**. Приморский край, Хорольский р-н, 5 км от пос. Хороль, Гуларьянц, 1985 г., № 6649.

Saussurea grandifolia Maxim., **2n=26**. Приморский край, мыс Песчаный против г. Владивостока, Пробатова, 1985 г., № 6676.

Tripolium vulgare Nees, **2n=18**. Сахалин, Корсаковский р-н, окр. с. Соловьевка, берег Анивского залива, Пробатова, Рудыка, 1982 г., № 6034.

Brassicaceae

Dontostemon intermedius Worosch., **2n=14**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, близ устья ключа Третьего, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6630.

Fabaceae

Melilotus albus Medik., **2n=16**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6644.

Vicia amurensis Oett., **2n=12**. Приморский край, залив Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, о. Большой Пелис, центральная часть, Селедец, 1980 г., № 6477.

V. baicalensis (Turcz.) B. Fedtsch., **2n=12**. Приморский край, г. Владивосток, Академгородок, Павлова, 1983 г., № 6515.

V. hirsuta (L.) S. F. Gray, **2n=14**. Приморский край, Надеждинский р-н, окр. ж.-д. ст. Кипарисово, Пробатова, 1980 г., № 6471.

V. ohwiana Hosokawa, **2n=12+0—2B**. Приморский край, г. Владивосток, пригородный лесопарк «Вторая Речка», Павлова, 1984 г., № 6507.

Onagraceae

Oenothera rubricaulis Klebahn, **2n=14**. Приморский край, в 30 км от г. Владивостока, окр. ж.-д. ст. Угольная, Игнатов, 1985 г., № 6603.

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulcova, **2n=10**. Приморский край, Октябрьский р-н, окр. с. Заречного, родник у подножья сопки Сенькина Шапка, Пробатова, 1984 г., № 6418.

---

[1] Виды родов сем. *Fabaceae* определила Н. С. Павлова, родов *Oenothera* — М. С. Игнатов, *Dontostemon* — А. Н. Беркутенко, *Erigeron* — В. Ю. Баркалов, *Festuca* — Е. Б. Алексеев, остальные виды — Н. С. Пробатова.

[2] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВО АН СССР, Владивосток (VLA).

Poaceae

Calamagrostis brachytricha Steud., **2n=42**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска, Партизанская падь, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6663.

Festuca mollissima V. Krecz. et Bobr., **2n=14**. Приморский край, Дальнегорский р-н, окр. пос. Дальнегорска: вершина горы Сахарной, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6682; Партизанская падь, верховье ключа Мраморного, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6593; приморские скалы в окр. пос. Рудная Пристань, Пробатова, Гуларьянц, 1985 г., № 6596; 15 км от г. Находки, бух. Тазгоу, Селедец, 1985 г., № 6581.

Ranunculaceae

Halerpestes salsuginosa (Pall. ex Georgi) Greene (*Ranunculus salsuginosus* Pall. ex Georgi), **2n=16**. Приморский край, окр. г. Владивостока в районе пос. Трудовое, Пробатова, 1986 г., № 6703; Надеждинский р-н, 6 км от пос. Тавричанка, берег р. Раздольной близ устья, Пробатова, Рудыка, 1984 г., № 6532.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 25 XII 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (55)

Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Lief. 158 (April 1986). *Compositae* VI. *Anthemideae.* 234 S., mit 224 tab. ic.; Lief. 159 (April 1986). *Sapotaceae* 2 S.; Lief. 160 (April 1986). *Caesalpiniaceae*, 11 S., mit 8 tab. ic.; Lief. 161 (April 1986). *Mimosaceae*, 15 p., mit 16 tab. ic. Chefredakteur K. H. Rechinger. **Иранская флора.**

I. T. VASILCHENKO. (*A REVIEW*). FLORA IRANICA. 1986

В 50-х годах директор Естественно-исторического музея в Вене K. H. Rechinger выдвинул идею создания «Флоры» малоизученной в этом отношении территории, простирающейся от восточных границ Турции до пограничных с Афганистаном горных районов Пакистана включительно. Идея эта с энтузиазмом была воспринята ботаниками многих стран и с самого начала приобрела международный характер. Был разработан план написания «Флоры» и решены вопросы создания авторского коллектива и публикации этого издания. «Флора» получила название «Flora Iranica. Flora des Iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge: Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan». Таким образом, к территории названной «Флоры» были причислены также горные хребты Туркменской (Копет-Даг, Бадхыз) и Азербайджанской ССР (Талыш).

Было решено издавать «Флору» на латинском языке и притом отдельными выпусками для каждого семейства, что представляло больше удобства как для авторов «Флоры», так и для издательства, взявшего на себя труд публикации всех выпусков (Akademische Druck und Verlaganstalt, Graz, Austria). Быстрый рост авторского коллектива, в который вошли ботаники многих стран Евразии (в том числе и СССР), обусловил и быстрое составление «Флоры». Выходу в свет многочисленных выпусков «Флоры» способствовала четкая организация процесса печатания их в Академическом издательстве в г. Граце.

В 1966 г. вышли в свет первые 15 выпусков, получившие высокую оценку читателей благодаря прекрасному оформлению и содержанию массы флористических новинок. В 1987 г., т. е. спустя немногим более 20 лет, работа над «Иранской флорой» заканчивается как своего рода подарок Rechinger (80-летний юбилей которого был отмечен в 1986 г.), совместившему в своем лице талантливого автора, прекрасного организатора научного коллектива, главного редактора и неутомимого путешественника, лично неоднократно посетившего все основные районы «Иранской флоры». Одними из последних выпусков «Флоры» и являются нижерассматриваемые нами вып. 158—161.

Наибольшим по объему и интересным по содержанию является вып. 158, включающий обработку трибы *Anthemideae* сем. *Compositae.* Самый крупный род из числа родов, вошедших в этот выпуск — *Artemisia*, обработанный D. Podlech (München) и представленный 64 видами, распределенными автором обработки по 3 подродам: *Artemisia* (21 вид), *Dracunculus* (7 видов) и *Seriphidium* (36 видов). Наибольшее внимание Podlech уделил последнему подроду и понятно почему: если в подроде *Artemisia* им установлены 1 новый и 2 эндемичных вида, в подроде *Dracunculus* — 1 новый вид, то в подроде *Seriphidium* оказалось 12 новых видов (30 % от общего числа видов подрода!) и 16 эндемичных видов. Причем Podlech отмечает, что и эта его, довольно тщательная, обработка не является окончательной. Трудности здесь заключаются в том, что в систематике подрода *Seriphidium* важную роль играют листья (их форма, величина, опушение, характер рассеченности и др.), развивающиеся в весенний влажный период и отмирающие с наступлением засушливого периода. Само собой разумеется, что немаловажное значение имеют и генеративные органы, но связать их признаки с особенностями весенних листьев очень трудно из-за позднего зацветания видов подрода *Seriphidium* (*A. kuramensis*, например, цветет в ноябре!) И несмотря на то что Podlech имел возможность изучать виды подрода *Seriphidium* в течение целого года, многие вопросы, как он пишет, остались здесь еще нерешенными.

Podlech, кроме того, обработал ряд мелких родов сем. *Compositae*, а именно: *Anacyclus* (1 вид), *Chrysanthemum* (1), *Handelia* (1), *Mausolea* (1), *Matricaria* (1), *Microcephala* (3 вида, из них 2 эндемичных), *Polychrysum* (1), *Pseudohandelia* (1), *Spathipappus* (3 вида, из них 2 эндемичных), *Trichanthemis* (1 эндемичный вид), *Tripleurospermum* (6), *Turaniphytum* (1 эндемичный вид), *Waldheimia* (4). Роды эти трактуются Podlech в объеме, принятом во «Флоре СССР» (т. 26).

Один из таких родов — *Sclerorhahis* (4 вида из них эндемичны и 2 вида новых) — обработал Rechinger. Он также является автором обработок ряда родов сем. *Mimosaceae* (Lief. 161): *Albizia* (2 вида), *Acacia* (9), *Mimosa* (2), *Prosopis* (4, наш *Lagonychium farctum* (Banks er Soland.) Bobr. трактуется здесь как *Prosopis farcta* (Banks et Soland.) Macbr.). Из сем. *Caesalpiniaceae* Rechinger описал (Lief. 160) роды *Cassia* (7), *Caesalpinia* (2), *Cercis* (2), *Ceratonia* (1), *Parkinsonia* (1), *Gleditsia* (1 вид эндемичный), K. Browicz (Körnik) обработал род *Reptonia* (1) из сем. *Sapotaceae*.

Довольно крупный род *Anthemis* обработал M. Iranshahr (Tehran) в объеме 47 видов, распределенных им по 5 секциям: *Odontostephana* (1 эндемичный вид), *Rumata* (3), *Maruta* (4, из них 1 эндемичный), *Cota* (10, из них 3 эндемичных), *Anthemis* (29 видов, в их числе 12 новых и 22 эндемичных). Iranshahr дал также ключ для определения видов рода *Anthemis* и секций этого рода. Автор отмечает трудности, возникающие при определении и систематизации видов данного рода. У большей их части в корзинках имеются язычковые цветки, у других — таких цветков нет (*A. kotschyana*, *A. pauciloba*, *A. persica* и др.). Язычковые цветки чаще белые или желтовато-белые, а у *A. tinctoria* они бывают то белыми, то желтыми. Дисковые цветки у большей части видов желтые, но у некоторых видов они пурпуровые или фиолетово-пурпуровые (*A. feitagii*, *A. hamrinensis*, *A. kandaharica*).

Род *Achillea* L. обработал A. Huber-Morath (Basel). Этот род представлен в Иранской флоре 19 видами, в их числе имеется 8 эндемиков. Он же составил ключ для определения видов, основанный в значительной степени на особенностях вегетативных органов растений (листьев, стеблей, а также опушения), и дал «Synopsis sectionum et specierum». Здесь виды рода *Achillea* распределены по 4 секциям: *Arthrolepis* (1 вид), *Santolinoidea* (9, из них 4 эндемичных), *Millefolium* и *Filipendulinae* (5 видов, из них 3 эндемичных).

Новые выпуски «Flora Iranica» значительно расширяют наши знания о флоре этого региона. Вместе с тем это в большой степени приближает нас к завершению издания этого монументального труда большого коллектива авторов, возглавляющегося столь замечательным знатоком Иранской флоры, каким является K. H. Rechinger.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 II 1987.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 502 : 753

О РАБОТЕ КОМИССИИ ПО ОХРАНЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА ЗА 20 ЛЕТ

A. M. SEMYONOVA-TYAN-SHANSKAYA, T. A. PARIBOK.
ON THE WORK OF VEGETATION PROTECTION COMMITTEE
OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY DURING THE LAST TWENTY YEARS

Комиссия по охране растительности Всесоюзного ботанического общества создана в 1966 г. по инициативе ученого секретаря А. А. Юнатова. Председателем комиссии была избрана А. М. Семенова-Тян-Шанская; учеными секретарями в разное время были Н. А. Францкевич, С. Н. Савицкая, а последние 10 лет — Т. А. Парибок. С января 1987 г. председателем является Д. В. Гельтман.

Работа комиссии проводилась в основном в трех направлениях. Это — организация совещаний, координация исследований по охране растительности, разнообразная деятельность, связанная с охраной ботанических и природных объектов, а также проведение регулярных научных заседаний.

Прежде всего в задачу комиссии входило выявление и учет работ по охране растительного мира в ботанических учреждениях СССР, их координация и организационные вопросы по этой проблеме. Первоочередной работой явились подготовка и созыв «I Всесоюзного совещания по вопросам организации охраны ботанических объектов», проведенного комиссией совместно с двумя научными советами по проблемам «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального использования и охраны» (март 1968 г., Ленинград). Информация об этом совещании была помещена в «Ботаническом журнале», а прочитанные на нем доклады опубликованы в виде сборника. На основе материалов совещания Е. М. Лавренко и А. М. Семенова-Тян-Шанская составили «Программу-инструкцию по учету и организации охраны ботанических объектов», до сих пор являющуюся единственным методическим документом в этой области.

В 1973 г. на V Делегатском съезде ВБО в Киеве впервые работала секция по охране растительного мира, на которой был представлен доклад членов комиссии Б. П. Колесникова, А. М. Семеновой-Тян-Шанской, С. М. Стойко и В. Н. Тихомирова «Актуальные вопросы охраны растительного мира». В докладе сформулированы три главных научных направления охраны растительных объектов, и, таким образом, он явился основой для дальнейшей работы советских ботаников в этой области. Комиссия участвовала в организации секций охраны растительного мира на VI—VIII Делегатских съездах ВБО, занимаясь составлением программы и подготовкой тезисов докладов.

На XII Международном ботаническом конгрессе (июнь 1975 г., Ленинград) по инициативе советских ботаников впервые в истории ботанических конгрессов была создана Секция по охране растительного мира. Подготовка и организация работы Секции велась под руководством ее председателя Колесникова и членов комиссии.

Актив комиссии принимал также участие в организации и проведении ряда совещаний, посвященных вопросам охраны природы и растительности: научная конференция «Теоретические вопросы заповедного дела в СССР» (Центральночерноземный государственный заповедник, 1975), I Всесоюзная научная школа по охране флоры и растительности (Рига, 1977), II Всесоюзная научная школа «Формирование растительного покрова при оптимизации ландшафта» (Вильнюс—Каунас, 1979), совещание по охране природы в составе памятников истории (Псков, 1979), совещание по проблеме охраны растительного и животного мира северо-запада СССР (Ленинград, 1980), совещание «Охрана и рациональное использование биологических ресурсов северо-запада СССР» (Ленинград, 1981) и др.

В течение первых 10 лет с момента своего образования комиссия ведала координацией исследований по охране растительного мира СССР, а с 1977 г. эту работу проводит соответствующая секция, созданная в составе научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», в которую вошел актив комиссии.

Одно из важных направлений работы комиссии связано с организацией заповедников и заказников, поддержанием в них заповедного режима, охраной различных объектов природы. Составлялись ходатайства и обращения в министерства и ведомства, в местные органы власти, проводилась экспертиза.

Особенно плодотворна деятельность комиссии по охране природы Ленинградской обл. и Ленинграда. В результате ее работы совместно с Ленинградским отделением Всероссийского общества охраны природы в 1976 г. было организовано 17 заказников, а также приняты решения Леноблисполкома об охране 48 видов древесных и травянистых растений, произрастающих в области, и о запрете продажи дикорастущих видов растений на рынках города и области. Обследовалось состояние растительности и памятников природы, утвержденных Леноблисполкомом, выявлялись на территории области новые ботанические объекты, нуждающиеся в охране. Было изучено загрязнение растений города тяжелыми металлами; полученные результаты переданы Северо-Западному территориальному управлению по гидрометеорологии и контролю природной среды, в Ленгорисполком и горСЭС.

Даны многочисленные консультации различным организациям и ведомствам: Центральночерноземному, Алтайскому, Украинскому степному и другим заповедникам, Главному управлению охотничьего хозяйства и заповедников РСФСР, ЛенНИИ градостроения, Управлению садово-паркового хозяйства Ленгорисполкома, Северо-Западному территориальному управлению по гидрометеорологии и контролю природной среды и др.

В 1985 г. при комиссии была организована группа специализированного контроля по правовой охране растительного мира и особо охраняемых природных объектов Ленинградской обл. Ее основной состав — студенты Ленинградского государственного университета (ЛГУ) и Лесотехнической академии и учащиеся некоторых специальных средних учебных заведений Ленинграда. В задачу группы входит выявление и прекращение нарушений норм и правил охраны растительности, общественный контроль за состоянием растительности и особо охраняемых природных объектов. Члены группы пресекали торговлю охраняемыми дикорастущими растениями Ленинградской обл., а также ввозимыми в Ленинград южными дикорастущими растениями, участвовали в кампании по охране орхидей, проверяли состояние некоторых памятников природы. На основании составленных актов и материалов к нарушителям — отдельным лицам и организациям — были применены меры административного и судебного порядка. Комиссия оказывает группе систематическую консультативную помощь.

Велась пропаганда знаний по охране природы и растительного мира. Члены комиссии выступали с лекциями на природоохранные темы в различных учреждениях и организациях, по радио и телевидению, читали лекции для учителей в городском и областном институтах усовершенствования учителей. К 100-летию со дня рождения В. И. Ленина в Музее Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) организована постоянная экспозиция по охране растительного мира. По инициативе и при участии А. М. Семеновой-Тян-Шанской и Н. А. Миняева в 1977 г. был введен курс лекций по охране природы для студентов биолого-почвенного факультета ЛГУ.

Важным направлением работы комиссии является проведение регулярных научных заседаний с обсуждением докладов на актуальные природоохранные темы. Только за последние 10 лет было проведено 61 заседание, на которых заслушано 68 докладов. Доклады охватывали широкий круг вопросов: охрана растительности и отдельных видов, организация заповедников и заказников, карты растительности отдельных административных областей, вопросы охраны природы и растительности в курсах лекций для биологов в высшей школе, популяризация природоохранных знаний среди населения и др. Широко обсуждались проблемы антропогенного влияния на растения и растительность: рекреационные нагрузки и деградация растительности, промышленно-транспортные влияния на городскую растительность, изменения фито- и биогеоценозов в зоне влияния различных промышленных предприятий, миграция и аккумуляция загрязняющих веществ в растениях, фитоценозах и ландшафтах, вопросы биоиндикации загрязнений природной среды тяжелыми металлами и другими веществами с помощью высших и низших растений и др.

Нередко доклады представляли интерес для ботаников разного профиля и заседания проводились совместно с другими секциями ВБО: флоры и растительности, болотоведения, лесоведения и дендрологии и др. Некоторые из докладов были затем опубликованы в «Ботаническом журнале» под рубрикой «Охрана растительного мира».

В заседаниях участвуют сотрудники не только БИНа, но и различных высших учебных заведений и учреждений Ленинграда: ЛГУ, Ленинградского педагогического института, Лесотехнической академии, Ленинградского НИИ лесного хозяйства, Лаборатории аэрометодов и др.

Основной состав докладчиков — сотрудники и аспиранты ленинградских институтов. Немало было докладчиков из различных учреждений других городов: Москвы, Таллина, Тарту, Новосибирска, Пущина-на-Оке, Краснодара, Пскова и др.

В заключение краткого обзора о деятельности комиссии считаем нужным назвать тех, кто в разное время активно поддерживал ее работу. Это Е. М. Лавренко, А. А. Федоров, Б. П. Колесников, В. Н. Тихомиров, а также М. С. Боч, С. А. Дыренков, Л. А. Кузнецов, Н. А. Миняев, А. А. Ниценко, С. Н. Савицкая, С. Я. Соколов, А. А. Часовенная и другие.

В дальнейшем работа комиссии по-прежнему будет включать разнообразный круг вопросов охраны растительного мира. Планируется усилить ее деятельность, связанную с организацией заповедных территорий, составлением и обсуждением законодательных природоохранных актов, в первую очередь закона об охране и использовании растительного мира в СССР. Как и ранее, будут регулярно проводиться научные заседания с привлечением широкого круга ботаников для обсуждения актуальных вопросов охраны растительного мира.

ЛИТЕРАТУРА

Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука, 1971. 308 с. — *Колесников Б. П.* Проблемы охраны растительного мира. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, вып. 5, с. 635—648. — *Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Дыренков С. А.* Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 3—10 июня 1975 г.). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 12, с. 1792—1807. — *Колесников Б. П., Семенова-Тян-Шанская А. М., Стойко С. М. Тихомиров В. Н.* Актуальные вопросы охраны растительного мира. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 10, с. 1536—1546. — *Лавренко Е. М., Семенова-Тян-Шанская А. М.* Программа-инструкция по организации охраны ботанических объектов. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1269—1277. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Всесоюзное совещание по вопросам организации охраны ботанических объектов. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1342—1348. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Комиссия ВБО по охране растительности. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 11, с. 1719—1720. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Мир растений и люди. Л.: Наука, 1986. 173 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М., Юнатов А. А.* Обсуждение вопроса о популяризации ботанических знаний на расширенном заседании совета Всесоюзного ботанического общества 20 декабря 1965 г. — Бот. журн., 1965, т. 51, № 10, с. 1529—1532.

А. М. Семенова-Тян-Шанская,
Т. А. Парибок.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1987.

CONTENTS

Page

Perestenko L. P. Parallel and divergent evolution phenomena in *Rhodophyta* and their significance for phylogenetic constructions 161
Kosenko V. N. Pollen morphology in *Chionographideae*, *Uvulareae*, *Tricyrtideae*, *Scoliopeae*, *Anguillariaeae*, *Iphigenieae*, *Glorioseae*, *Colchiceae* (*Melanthiaceae*) 172
Katenin A. E. Classification of heterogeneous territorial units of vegetation cover with special reference to the tundra zone vegetation 186

COMMUNICATIONS 198

Arnautova E. M. Gametophyte of some species of the genus *Woodsia* (*Woodsiaceae*) 198
Kamelina O. P., Shevchenko S. V. On the embryology of *Davidia involucrata* (*Davidiaceae*) 203
Shamrov I. I. Ovule development and structural characteristics of embryo sac in some members of the *Gentianaceae* family 213
Teryokhin E. S., Kotov V. A. Embryology of *Cuscuta japonica* (*Cuscutaceae*) 222
Nazarov V. V. Determination of real seed productivity of *Dactylorhiza romana* and *D. incarnata* (*Orchidaceae*) 231
Kozhevnikov Yu. P. The zonal changes of vegetation cover on the north of european near-Ural territory 233
Ozolinchyus R. V. Selection of the criterion for the determination of the initiation of forest coenosis 245
Smagin V. A. Mire pine-forests in the North-West of the RSFSR 255
Egorova E. L. Transpiration of semi-desert plants of Kalmykia 264

FLORISTIC FINDINGS 272

Lavrenko A. N., Ulle Z. G. On the new and rare plant species from the Komi ASSR 272
Malysheva V. G. An addition to the flora of the Kalinin region 279

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 282

Skvortsov A. K. «Red book» of the USSR and protection of rare plant species 282

CHROMOSOME NUMBERS 289

Krestovskaja T. V. Chromosome numbers in some species of the genus *Leonurus* (*Lamiaceae*) 289
Probatova N. S., Sokolovskaya A. P. Chromosome numbers in vascular plants from Primorye Territory, the Amur river basin, North Koryakia, Kamchatka and Sakhalin 290
Rudyka E. G. Chromosome numbers in some vascular plant species from the Far East of the USSR 294

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 296

Vasilchenko I. T. (*A review*). Flora Iranica. 1986 296

CHRONICLE 298

Semyonova-Tyan-Shanskaya A. M., Paribok T. A. On the work of Vegetation protection Committee of the All-Union Botanical Society during the last twenty years 298

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Перестенко Л. П. Явления параллелизма и дивергентной эволюции у *Rhodophyta* и их значение для филогенетических построений 161
Косенко В. Н. Морфология пыльцы Chionographideae, Uvulareae, Tricyrtideae, Scoliopeae, Anguillariaeae, Iphigenieae, Glorioseae, Colchiceae (Melanthiaceae) 172
Катенин А. Е. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны 186

СООБЩЕНИЯ 198

Арнаутова Е. М. Гаметофит некоторых видов рода *Woodsia* (*Woodsiaceae*) 198
Камелина О. П., Шевченко С. В. К эмбриологии *Davidia involucrata* (*Davidiaceae*) 203
Шамров И. И. Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства *Gentianaceae* 213
Терёхин Э. С., Котов В. А. Эбриология *Cuscuta japonica* (*Cuscutaceae*) 222
Назаров В. В. Определение реальной семенной продуктивности у *Dactylorhiza romana* и *D. incarnata* (*Orchidaceae*) 231
Кожевников Ю. П. Зональные изменения растительного покрова на севере европейского Приуралья 233
Озолинчюс Р. В. Выбор критерия для определения начала образования лесного ценоза 245
Смагин В. А. Болотные сосняки на северо-западе РСФСР 255
Егорова Е. Л. Транспирация полупустынных растений Калмыкии 264

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 272

Лавренко А. Н., Улле З. Г. О новых и редких для Коми АССР видах растений 272
Малышева В. Г. Дополнение к флоре Калининской области 279

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 282

Скворцов А. К. Красная книга СССР и охрана редких видов растений 282

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 289

Крестовская Т. В. Числа хромосом некоторых видов рода *Leonurus* (*Lamiaceae*) . . . 289
Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморского края, Приамурья, Северной Корякии, Камчатки и Сахалина 290
Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений с Дальнего Востока СССР 294

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 296

Васильченко И. Т. (*Рецензия*). Иранская флора 296

ХРОНИКА 298

Семенова-Тян-Шанская А. М., Парибок Т. А. О работе комиссии по охране растительности Всесоюзного ботанического общества за 20 лет 298

Издательство «Наука» готовит к выпуску в I квартале 1988 г. книгу

академика **М. Х. Чайлахяна «Регуляция цветения высших растений»**

Объем 50 а. л. Цена 5 р. 50 к.

Монография подводит итог 50-летних изысканий в области гормональной регуляции перехода растений к цветению, отличается фундаментальностью, дает интегральную систему цветения, показывает единство общих принципов гормональной регуляции перехода к цветению у всех растений. Особое место в книге занимают оригинальные экспериментальные исследования, посвященные различным аспектам гормональной регуляции цветения. Многие являются пионерскими и утверждают приоритет советской науки в области исследования генеративного развития растений. Даются также теоретические основы применения в сельском хозяйстве фитогормонов и других регуляторов роста и развития растений.

Предварительные заказы на книгу просим направлять по следующим адресам: 103624, Москва, К-12, Б. Черкасский пер., 2/10, Центральная контора «Академкнига»; 117192, Москва, В-192, Мичуринский пр., 12, «Книга — почтой» или в ближайший магазин «Академкнига».

Книга высылается также наложенным платежом. Заказы на почтовых карточках просим направлять по тем же адресам.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова* и *Н. Г. Каценко*

Сдано в набор 10.11.87. Подписано к печати 18.01.88. М-38011. Формат бумаги 70×100¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.18.
Усл. кр.-отт. 12.58. Уч.-изд. л. 14.35. Тираж 2508. Тип. зак. 2185.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

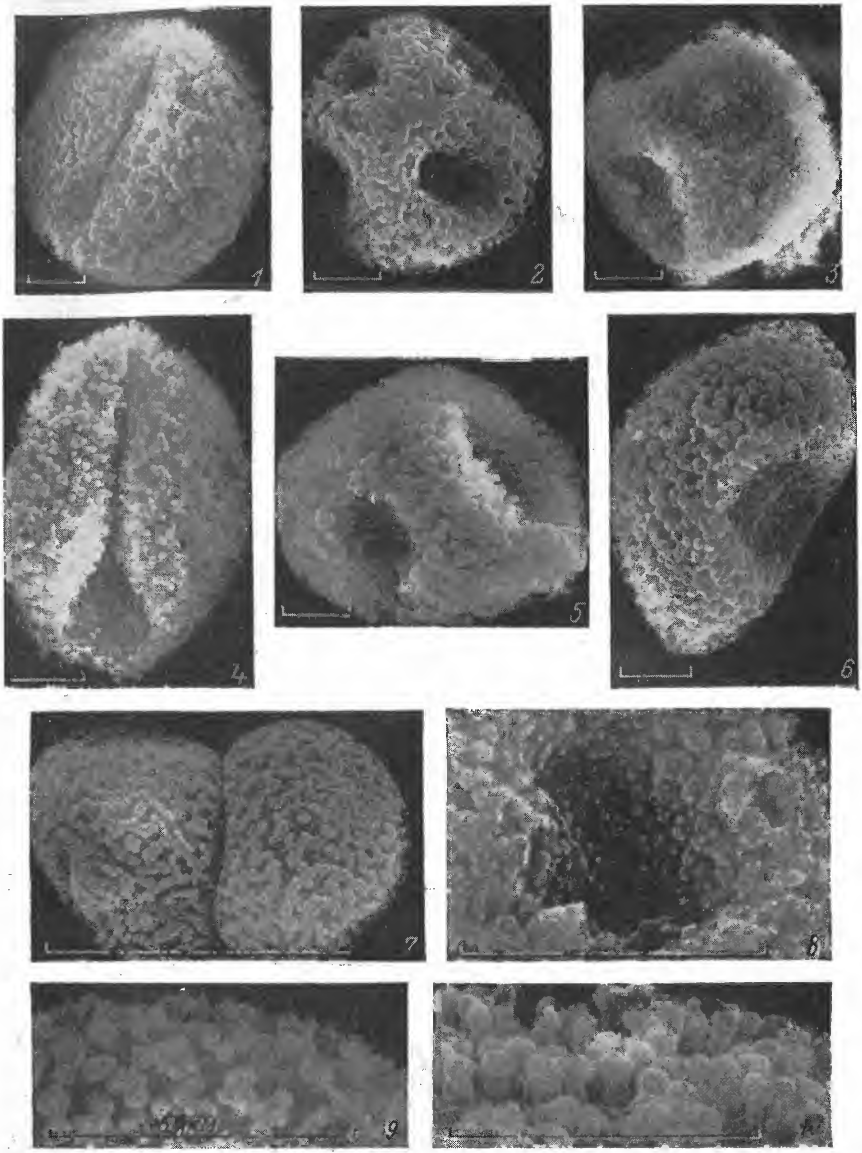


Таблица I. Пыльцевые зерна и скульптура экзины родов трибы *Chionographieae.*

1—6, 10 — *Chamaelirium luteum*: *1, 4* — 1-бороздные пыльцевые зерна; *2* — многопоровое пыльцевое зерно; *3, 5* — 4- и 2-поровое пыльцевые зерна; *6* — 1-поровое пыльцевое зерно продолговатой формы; *10* — бугорчатая скульптура экзины. *7—9* — *Chionographys japonica*: *7* — диада; *8* — участок поверхности пыльцевого зерна с порой в центре, мембрана поры не отличается по скульптуре от общей поверхности пыльцевого зерна; *9* — бугорчато-шипиковая скульптура экзины.

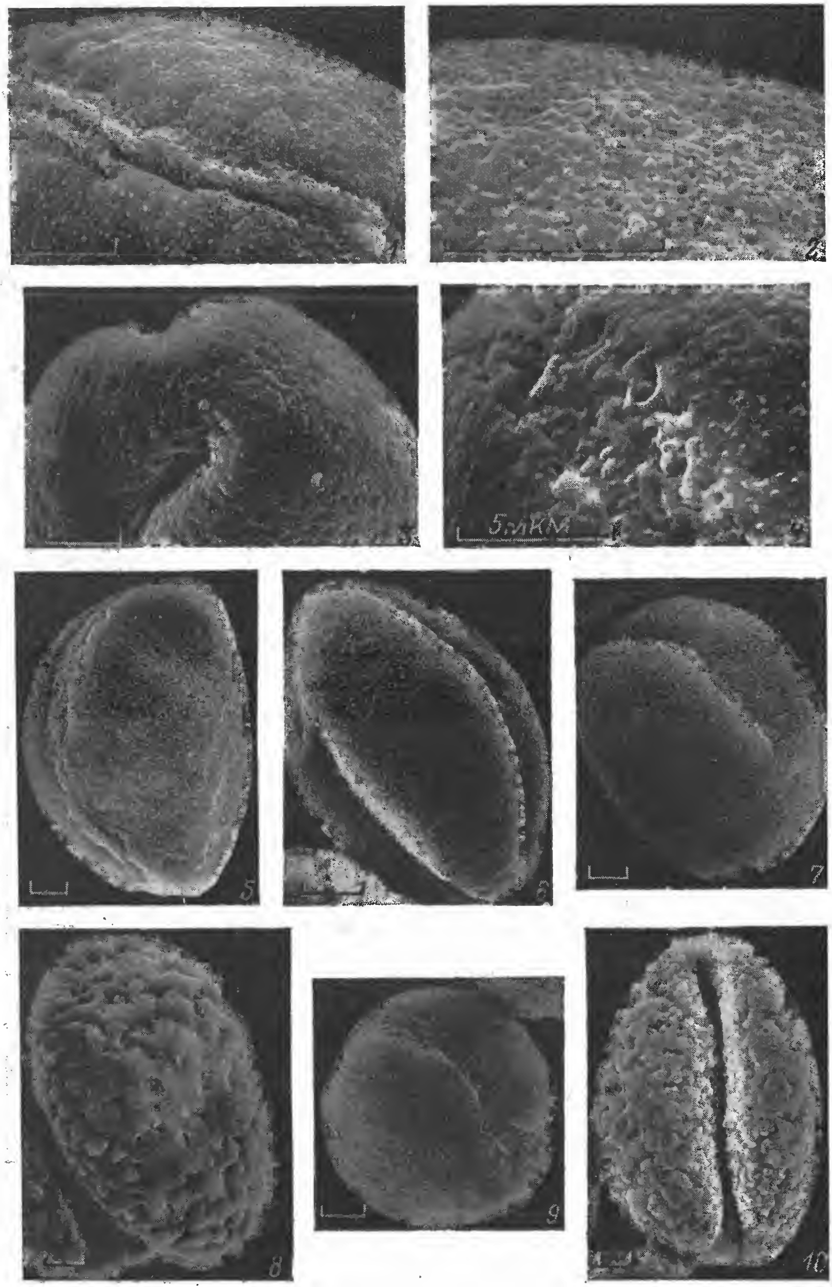


Таблица II. Пыльцевые зерна и скульптура экзины родов трибы *Uvularieae.*

1—3, 5, 6 — *Uvularia grandiflora*: *1, 2* — ямчато-бугорчатая скульптура; *3, 5* — дистально-2-бороздные пыльцевые зерна; *6* — дистально-1-бороздное пыльцевое зерно. *4, 7, 9* — *U. sessilifolia*: *4* — участок поверхности пыльцевого зерна с бороздой в центре; *7* — общий вид пыльцевого зерна с дистальной стороны, концы борозды заходят на проксимальную сторону; *9* — спирально-бороздное пыльцевое зерно. *8, 10* — *Kreysigia multiflora*, общий вид пыльцевых зерен с проксимальной и дистальной сторон.

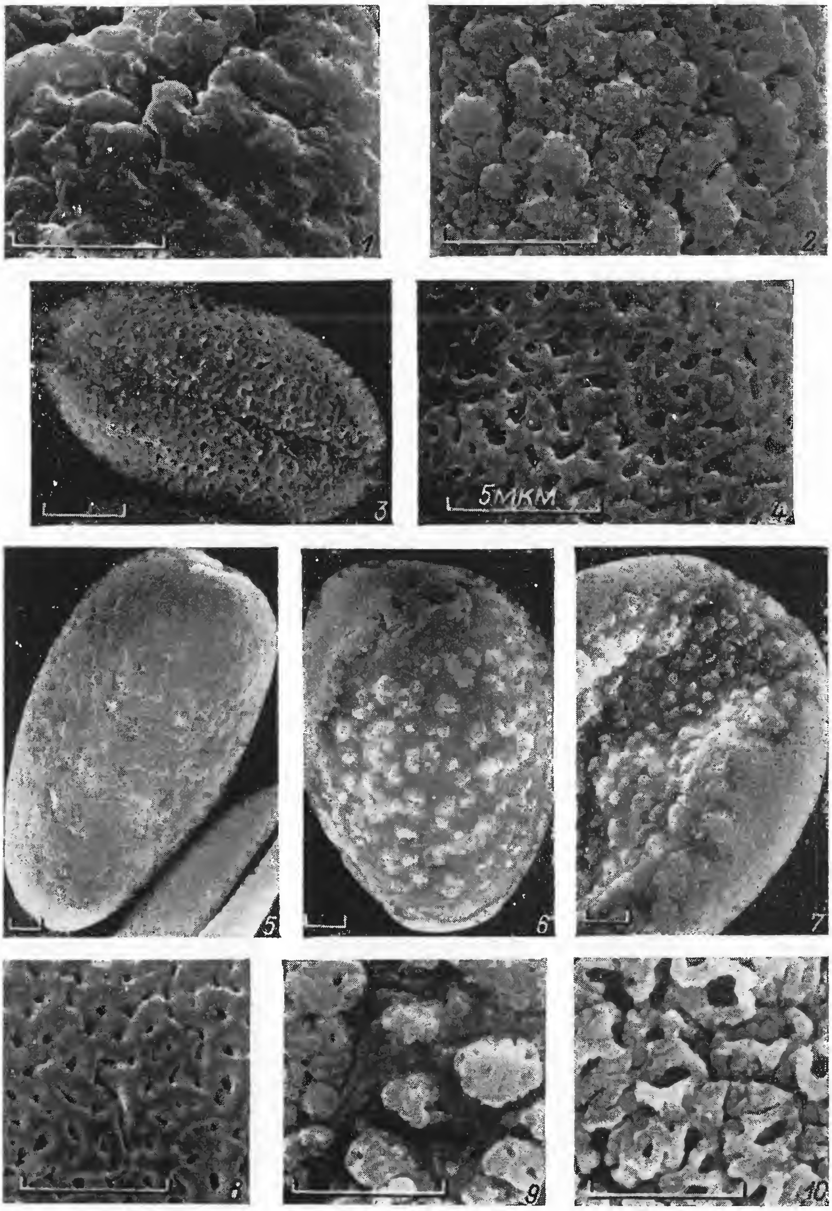


Таблица III. Пыльцевые зерна и скульптура экзины родов триб *Uvularieae*, *Tricyrtieae* и *Scoliopeae*.

1 — *Kreysigia multiflora*, ямчато-бугорчатая скульптура; *2* — *Schelhammera undulata*, ямчато-бугорчатая скульптура. *3*, *4* — *Burchardia umbellata*: *3* — общий вид пыльцевого зерна с бороздой в центре; *4* — сетчатая скульптура. *5* — *Tricyrtis pilosa*, общий вид пыльцевого зерна. *6*—*9* — *T. macropoda*: *6* — общий вид пыльцевого зерна, в центре очень широкая борозда; *7* — скульптура бороздной мембраны и рваный край борозды; *8* — ямчатая скульптура; *9* — крупнобугорчатая скульптура бороздной мембраны. *10* — *Scoliopus hallii*, ячеистая скульптура.

К с. 176

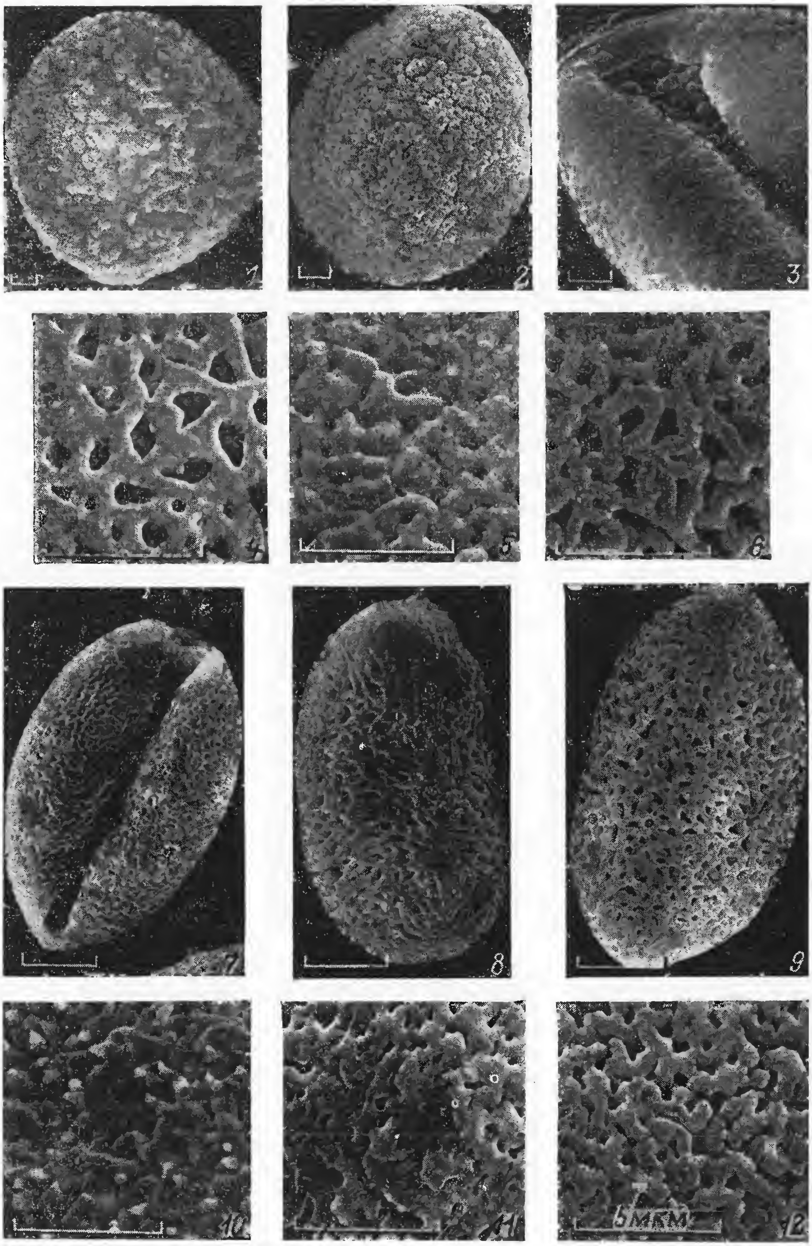


Таблица IV. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов триб *Scoliopeae*, *Anguillarieae*, *Iphigenieae*.

1, 2 — *Scoliopus begelovii*, общий вид пыльцевого зерна с дистальной и проксимальной сторон. *3* — *Onixotis ciliata*, расширенный конец борозды с бугорчатой мембраной. *4, 8* — *Wurmbea tenuis*: *4* — ячеистая скульптура; *8* — общий вид пыльцевого зерна, *5* — *W. drummondii*, мелкосетчатая скульптура. *6, 7* — *W. dioica*, сетчатая скульптура и общий вид пыльцевого зерна. *9* — *W. spicata*, общий вид пыльцевого зерна. *10* — *Iphigenia indica*, ямчато-шиповатая скульптура. *11* — *I. schlechteri*, мелкосетчатая скульптура. *12* — *Camptorrhiza strumosa*, мелкосетчатая скульптура с извилистыми стенками ячей.

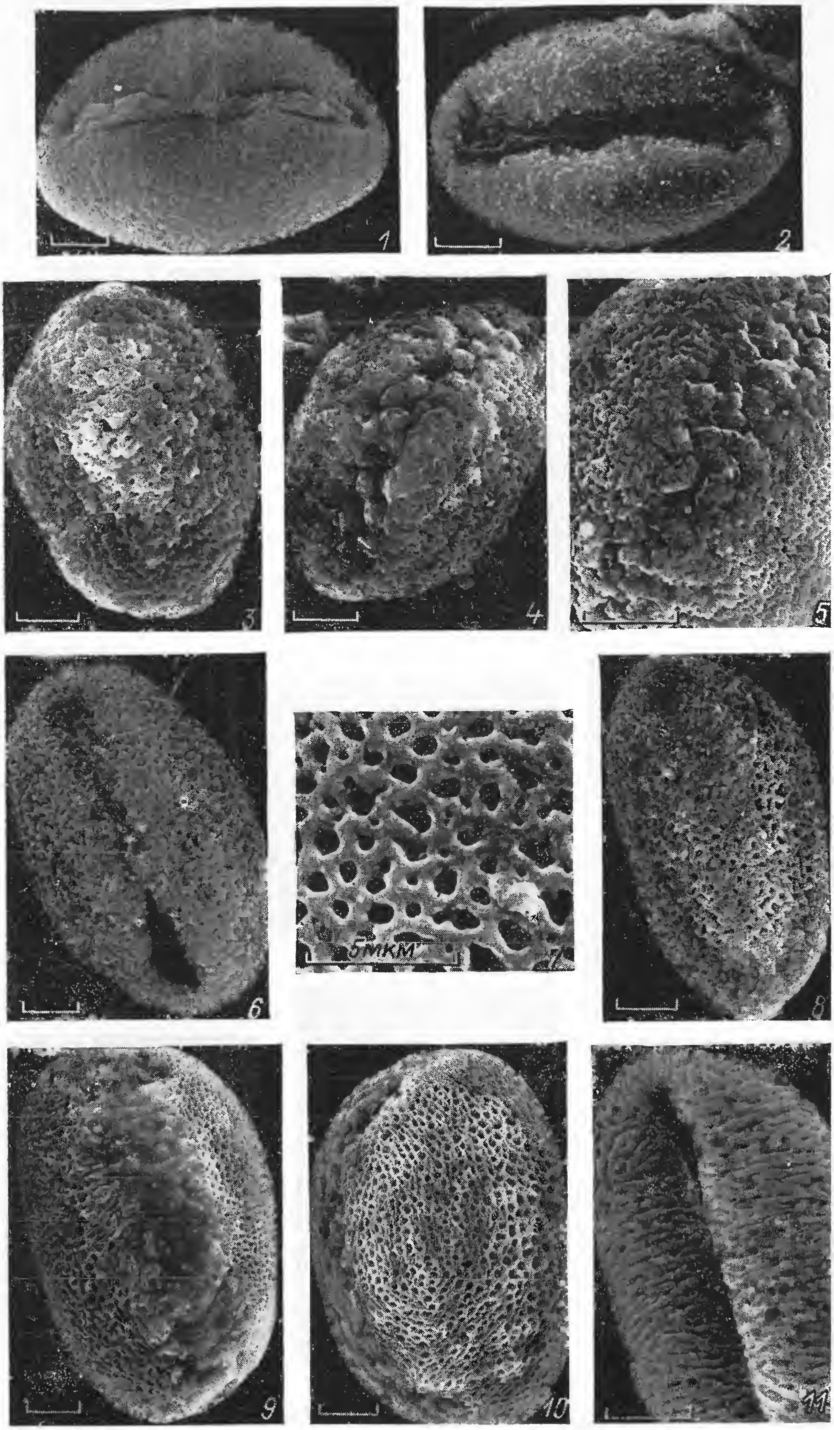


Таблица V. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов триб *Iphigenieae*, *Glorioseae*.

1 — *Iphigenia schlechteri*, общий вид пыльцевого зерна, в центре борозда с гладкой мембраной; 2 — *I. indica*, общий вид пыльцевого зерна; 3, 4 — *I. victoria*, общий вид пыльцевого зерна с проксимальной и дистальной стороны; 5 — *I. jounodii*, участок поверхности пыльцевого зерна, в центре борозда с нечетким краем; 6, 8 — *Camptorrhiza strumosa*, общий вид пыльцевых зерен с дистальной и проксимальной сторон; 7 — *Ornithoglossum undulatum*, сетчатая скульптура; 9, 10 — *Gloriosa abyssinica*, общий вид пыльцевых зерен; 11 — *G. simplex*, часть пыльцевого зерна со струйчатой скульптурой.

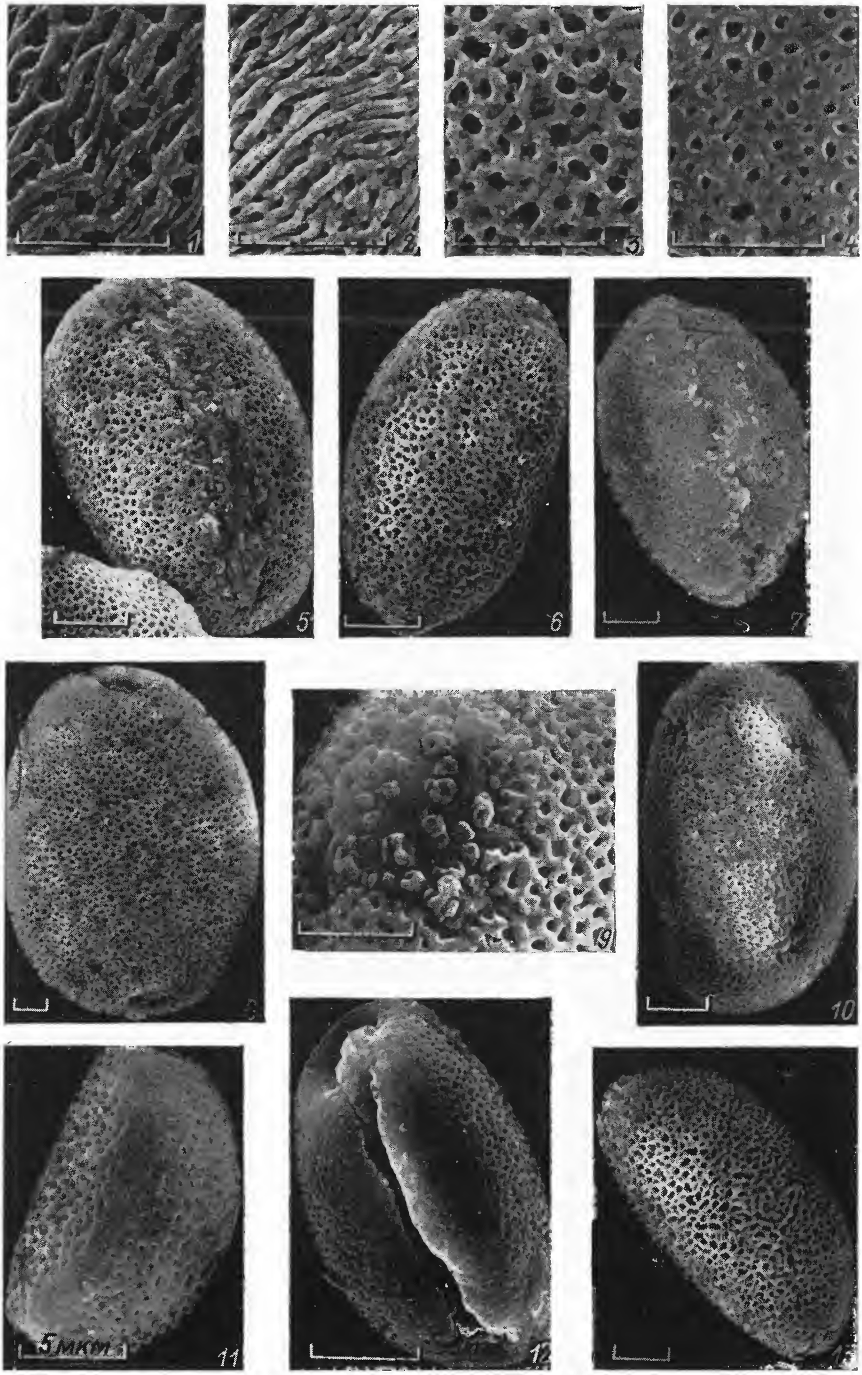


Таблица VI. Пыльцевые зерна и скульптура экзины видов триб *Glorioseae* и *Colchiceae*.

1 — *Gloriosa abyssinica*, струйчатая скульптура. *2* — *Littonia minor*, струйчатая скульптура. *3*, *5*, *6* — *L. modesta*: *3* — мелкосетчатая скульптура; *5*, *6* — общий вид пыльцевых зерен с дистальной и проксимальной стороны. *4*, *7* — *Sandersonia auranthica*, мелкосетчатая скульптура и общий вид пыльцевого зерна со щелевидной бороздой в центре. *8* — *Colchicum umbrosum*, 2-поровое пыльцевое зерно. *9* — *Bulbocodium vernum*, пора с рваным краем и бугорчатой мембраной. *10* — *Merendera persica*, 4-поровое пыльцевое зерно. *11*, *12* — *Androcymbium leucanthum*; *11* — 2-поровое пыльцевое зерно; *12* — 1-бороздное пыльцевое зерно. *13* — *A. gramineum*, 2-поровое пыльцевое зерно.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1988, т. 73, 2, 161—304